QK1
F418
1908
98

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

ACHTUNDNEUNZIGSTER BAND.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 8 TAFELN UND 232 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1908.

Mo. Bot. Garden
1908

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
BRENNER, W., Beobachtungen an Saxifraga granulata. Mit 4 Abbildungen im Text	250—256
Dr. FISCHER, HUGO, Belichtuug und Blütenfarbe	380—385
Dr. FISCHER, HUGO, Die Pelorien von Linaria vulgaris	386—388
FREUND, HANS, Neue Versuche über die Wirkungen der Außenwelt auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen	41—100
GOEBEL, K., Archegoniatenstudien. XII. Über die Brutknospenbildung und über die systematische Stellung von Riella. Mit 11 Abbildungen im Text	308—323
GOEBEL, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 18. Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen. Mit 10 Abbildungen im Text	324—335
GOEBEL, K., Nachtrag zu der Abhandlung „Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen“	501—502
HEINRICHER, E., Über Androdiöcie und Andromonöcie bei Lilium croceum Chaix und die systematischen Merkmale dieser Art. Mit 3 Abbildungen im Text	363—378
HEINRICHER, E., Eine erbliche Farbenvarietät des Ligustrum vulgare L.	379
KRAŠAN, FRANZ, Die Hauptresultate meiner 20jährig. Kulturversuche	389—406
MEYER, ARTHUR, Der Zellkern der Bakterien. Mit 3 Abbildungen im Text	335—340
MODILEWSKY, JAKOB, Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Mit 71 Abbildungen im Text	423—470
NIENBURG, WILHELM, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. Mit Tafel I—VII und 3 Abbildungen im Text	1—40
ORTLEPP, KARL, Der Einfluß des Bodens auf die Blütenfüllung der Tulpen	406—422
RITZEROW, HELENE, Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Mit 36 Abbildungen im Text	163—212
SCHELLENBERG, H. C., Untersuchungen über das Verhalten einiger Pilze gegen Hemizellulosen	257—308
SNELL, KARL, Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. Mit 2 Abbildungen im Text	213—249
SPERLICH, ADOLF, Zur Entwicklungsgeschichte der Stolonen von Nephrolepis. Mit Tafel VIII und 6 Abbildungen im Text	341—362
STEINBRINCK, C. u. SCHINZ, H., Über die anatomische Ursache der hygrochastischen Bewegungen der sog. Jerichorosen und einiger anderer Wüstenpflanzen (Anastatica, Odontospermum, Geigeria, Fagonia, Zygophyllum). Mit 11 Abbildungen im Text	471—500
WORONIN, HELENE, Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. Mit 72 Abbildungen im Text	101—162

Heft I, pag. 1—100 erschien am 10. Oktober 1907
„ II, „ 101—256 „ „ 15. November 1907
„ III, „ 257—388 „ „ 2. März 1908
„ IV, „ 389—502 „ „ 12. Mai 1908.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

98. BAND. ERSTES HEFT.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 7 TAFELN UND 3 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

1907.

ERSCHIENEN AM 10. OKTOBER 1907.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
NIENBURG, WILHELM, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien. Mit Tafel I—VII und 3 Abbildungen im Text	1—40
FREUND, HANS, Neue Versuche über die Wirkungen der Außenwelt auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen	41—100

Karl W. Hiersemann in Leipzig, Königsstraße 3.

Buchhändler u. Antiquar. Telegr.-Adr.: Buchhandlung Hiersemann Leipzig.

Ich beehre mich anzuzeigen, daß folgendes Monumentalwerk mit sämtlichen Restbeständen in meinen Verlag übergegangen ist:

Martius, C. F. Ph. de. Eichler, A. G., et I. Urban, Flora Brasiliensis. Enumeratio plantarum in Brasilia hactenus detectarum. 15 vol. 130 fasciculi. Summa indicibus exclusis 20733 pag., 3811 tab. Folio. München und Leipzig 1840—1906.

Preis des kompletten Werkes Mk. 6000,—.

Um die Anschaffung des vollständigen Werkes zu erleichtern, bin ich bereit, es auch jetzt noch auf Subskription abzugeben, dergestalt, daß der Kaufpreis auf Jahre verteilt und je nach der Höhe der jährlich übernommenen Ratenzahlungen ein entsprechender Teil in Fascikeln, von 1 anfangend, geliefert wird.

Auch werden, nach Fertigstellung des Neudrucks verschiedener Teile, einzelne Fascikel apart behufs Vervollständigung inkompletter Exemplare abgegeben.

Ausführliche Prospekte stehen auf Verlangen gratis und franko zu Diensten.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung in Marburg.

Bis auf weiteres liefern wir

Pflanzenbiologische Schilderungen.

Von

K. Goebel.

2 Teile. Mit 31 Tafeln und zahlreichen Holzschnitten.

Statt Mk. 38,— zu **Mk. 15,—.**

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage.

Beiträge
zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien.

Von **Wilhelm Nienburg.**

(Mit Tafel I—VII und 3 Abbildungen im Text.)

Schon oft ist betont worden, daß man nur auf Grund eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen einer großen Anzahl von Formen zu einer wenigstens annähernd natürlichen Systematik der Flechten gelangen könne. Seitdem durch Schwendener die Wege für eine derartige Forschungsrichtung gewiesen waren, und seitdem Stahl durch seine Entdeckung der Trichogynen dem Flechtenstudium neue Anregung gegeben hatte, ist es denn auch immer wieder versucht worden, hier weiter vorzudringen. Viel ist auf diesem Gebiet schon geleistet, so viel, daß in neuester Zeit gesagt werden konnte: „The lichens bid fair soon to become, if they are not already, the bestknown group of the higher fungi as to the actual facts in the development of their fruiting organs". [1])

Aber wenn man die Ergebnisse der zahlreichen Bemühungen einmal genauer überblickt, so wird man doch finden, daß diese Worte etwas optimistisch sind. Über die Bedeutung der Trichogynen sind wir heute noch nicht viel besser aufgeklärt als vor 30 Jahren nach der Stahlschen Collema-Untersuchung, obwohl alle Autoren, die sich mit entwicklungsgeschichtlichen Flechtenstudien beschäftigt haben, gerade hierauf ihr Hauptaugenmerk richteten. Infolgedessen sind die ersten Anfänge der Frucht heute schon für eine ganze Anzahl von Flechten mehr oder weniger zuverlässig beschrieben. Aber da es eben das Sexualitätsproblem war, das am lebhaftesten interessierte, so wurde die weitere Apothecienentwicklung, die Fragen nach den Homologien der einzelnen Teile des Fruchtkörpers, die mir für die systematische Gruppierung am wichtigsten zu sein scheinen, darüber von den meisten Forschern vernachlässigt. Wie schwankend und unsicher unsere Kenntnisse gerade in bezug auf diese Punkte noch sind, zeigt am besten die Tatsache, daß gerade die Arbeiten, die sich allein von allen älteren genauer mit diesen Fragen beschäftigen, nämlich die Krabbeschen Cladonia-Untersuchungen, in ihren Ergebnissen durch die Befunde von Baur zum mindesten sehr zweifelhaft geworden sind. Im folgenden muß ich hierauf noch eingehend zu sprechen kommen, deshalb mag einstweilen diese Andeutung genügen.

1) Harper, Sexual reproduction in certain mildews, 1905.

Für die Irrtümer, denen Krabbe trotz seiner außerordentlichen Sorgfalt verfiel, ist vor allem seine unvollkommene Technik verantwortlich zu machen. Und diese ist auch sonst wohl, neben dem erwähnten geringen Interesse, mit schuld an unserer mangelhaften Kenntnis der Apothecienentwicklung. Erst seit Darbishire und Baur sind an die Stelle von Rasiermesser und Jodbehandlung, welche Krabbe noch allein anwandte, Mikrotom und moderne Färbeverfahren getreten. Hiermit ausgerüstet, hat es in den letzten Jahren vor allem Baur unternommen, eine Reihe von Formen vergleichend entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen. Leider bieten die Flechten beim Schneiden mit dem Mikrotom ganz erhebliche Schwierigkeiten. Die gewöhnliche Paraffineinbettung ist wegen der Sprödigkeit der Hyphen für viele nach den bisherigen Erfahrungen überhaupt nicht anwendbar. Baur hat deshalb fast ausschließlich die Celloidinmethode benutzt. Aber dieses Verfahren — wenigstens so, wie es bisher immer angewendet wurde — hat den für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nicht zu leugnenden Nachteil, daß man keine geschlossenen Serien erhält. Einzelne, zusammenhanglose Schnitte kommen unter das Mikroskop, und dadurch können, wie ich selber erfahren habe, leicht Täuschungen hervorgerufen werden, derart z. B., daß man Schnitte durch den Rand einer älteren Fruchtanlage für ein ganz junges Stadium nimmt, und ähnliches mehr. Ich halte es deshalb hier wie überall bei derartigen Arbeiten für ein unbedingtes Erfordernis, daß man sich auf irgend eine Weise Serienschnitte verschafft. Wenn die Anwendung von Paraffin nicht möglich ist, so muß man entweder die einzelnen Celloidinschnitte zu Serien vereinigen, wofür ja verschiedene Methoden beschrieben sind, oder eine Kombinierung von Celloidin und Paraffin versuchen. Das habe ich mit Erfolg bei Usnea barbata erprobt. Diese Flechte macht beim Schneiden große Schwierigkeiten. Zunächst ist die Luft aus dem Durchlüftungsgewebe nicht leicht zu entfernen, weshalb das Entwässern sehr langsam vor sich gehen und zwischen den einzelnen Alkoholstufen ausgiebig die Luftpumpe angewendet werden muß. Außerdem zerbricht dann das Objekt beim Schneiden in Paraffin in viele kleine Stücke, die beim Färben zum Überfluß schließlich noch wegzuschwimmen pflegen. Ich habe daher die Usneafäden nach Angaben von Lee und Mayer[1]) mit ziemlich dünnflüssigem Celloidin durchtränkt, was in 2—3 Wochen geschehen ist, und sie darauf durch Chloroform in Paraffin gebracht. Durch diese Imprägnation mit Celloidin werden die Schnitte sehr viel

1) Lee u. Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik 1898, pag. 107.

weniger brüchig und man kommt zu ganz brauchbaren Resultaten. Die übrigen Flechten, die ich untersucht habe, Baeomyces, Sphyridium und Icmadophila, ließen sich an und für sich gut in Paraffin schneiden, aber hier war eine andere Kalamität zu überwinden, nämlich das Substrat. Bekanntlich wachsen diese Formen auf dem nackten Erdboden, und da ist es selbst bei der sorgfältigsten Präparation der Thallusstücke nicht zu vermeiden, daß kleine Sandkörner und dergl. an den Objekten hängen bleiben, durch die manche Serie unbrauchbar und manches Messer ruiniert wird.

Um das Technische gleich zu erledigen, will ich erwähnen, daß sich als Fixierungsmittel besonders 1% Chromessigsäure bewährt hat, bei 12stündiger Einwirkung und mindestens 24stündiger Auswaschung in fließendem Wasser. Gefärbt wurde fast immer nach der Haidenheinschen Hämatoxylinmethode, wobei ich Farbe sowohl wie Beize oft mehrere Stunden einwirken lassen mußte. Als Gegenfärbung zur Deutlichmachung der Membranen wurde häufig Eosin benutzt.

Die vier genannten Flechten wurden zum Gegenstande der vorliegenden Arbeit gemacht, weil sie sämtlich noch nicht oder nicht ausreichend auf ihre Fruchtentwicklung hin geprüft waren. Dieses sollte aus den eingangs erwähnten Gründen nachgeholt werden, so genau das bei den großen technischen und histologischen Schwierigkeiten und bei der Unmöglichkeit, Beobachtungen am Lebenden vorzunehmen, sich machen ließ. Für die Wahl von Baeomyces, Sphyridium und Icmadophila kam noch in Betracht, daß Hoffnung vorhanden war, hierdurch Material zur Beantwortung der durch die Baurschen Ergebnisse wieder angeregten Frage nach dem morphologischen Wert der Cladonienfrüchte zu beschaffen.

Hierzu wie überhaupt zu der ganzen Arbeit wurde ich durch Herrn Dr. Baur in Berlin veranlaßt. Im dortigen botanischen Institut wurde sie auch begonnen, zu Ende geführt aber im pharmakognostischen Institut der Universität Freiburg i. Br. unter Leitung von Herrn Professor Oltmanns. Für das Interesse und die Hilfsbereitschaft, die sie mir während meiner Arbeit immer bewiesen haben, möchte ich beiden Herren auch hier meinen Dank aussprechen. Außerdem darf ich nicht vergessen zu erwähnen, daß ich Herrn Professor Eduard Fischer in Bern für die Angabe verschiedener wertvoller Flechtenstandorte und Herrn Sandstede in Zwischenahn für seine Hilfe bei der Bestimmung des Materials zu Dank verpflichtet bin.

Usnea.

Usnea barbata ist schon im Jahre 1854 von Speerschneider[1]) auf ihre Apothecienentwicklung hin studiert. Seine Angaben sind aber für uns nicht mehr verwertbar. Höchstens verdient Erwähnung seine richtige Beobachtung, daß die Apothecien seitlich an den Thallusfäden angelegt werden und nicht endständig, wie Rabenhorst in seiner Kryptogamenflora behauptet hatte. Ferner findet sich bei Wainio[2]) eine Notiz, daß er bei Usnea laevis, einer brasilianischen Flechte, spiralig gewundene Askogone gefunden habe, „prolongés par un trichogyne, qui différait sensiblement des jeunes paraphyses grêles et connexes, s'étendant droit jusqu' à la surface du jeune hymenium". Weitere Mitteilungen über die Fruchtentwicklung macht er nicht. Da bei seiner Form die Trichogyne schon lange vor der Paraphysenausbildung verschwunden waren, muß Usnea laevis sich ganz anders verhalten als unsere Arten. Schließlich liegt aus neuester Zeit eine Arbeit von Schulte[3]) vor, die sich hauptsächlich mit der Anatomie des Thallus und mikrochemischen Fragen beschäftigt, in der aber auch die Entwicklungsgeschichte der Früchte behandelt wird. Als diese Studie erschien, hatte ich schon mit der Bearbeitung von Usnea begonnen, und da ich zu Beobachtungen gekommen war, die sich mit der Schulteschen Darstellung nicht in Einklang bringen ließen, setzte ich sie trotz der vorliegenden Arbeit fort, was durch die Ergebnisse, die mehrfach in prinzipiellem Gegensatz zu Schultes Angaben stehen, gerechtfertigt wurde. Ich werde auf diese Abweichungen am Schluß meiner Darstellung noch zu sprechen kommen.

Mein Untersuchungsmaterial war teils in Norwegen von Dr. Baur, teils von mir im Schwarzwald und in der Schweiz gesammelt. Da ich niemals wesentliche Unterschiede in der Apothecienentwicklung konstatieren konnte, habe ich mich bei der Bearbeitung nicht streng an eine Spezies gehalten, sondern alles genommen, was ich an reichlich fruchtendem Materiale fand. Hauptsächlich gehörte es wohl den beiden Formen dasypoga (*Ach.*) Fr. und florida (*Ach.*) Fr. von Usnea barbata (*L.*) Fr. an.

---

1) Speerschneider, J., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Usnea barbata v. dasypoga Fr. Bot. Ztg. 1854, pag. 193.

2) Wainio, E., Étude sur la classification naturelle et la morphologie des lichens du Brésil. Act. societ. pro fauna et flora fennica, vol. VII, 1890, pag. X.

3) Schulte, F., Zur Anatomie der Flechtengattung Usnea. Beih. zum bot. Centralbl. 1905, 18, 2, pag. 1.

Bevor ich zu der Schilderung des Entwicklungsganges übergehe, ist es vielleicht gut, kurz an den Bau der fertigen Usneafrucht zu erinnern. Die beiden Textfiguren 1 und 2 zeigen zwei schematisch

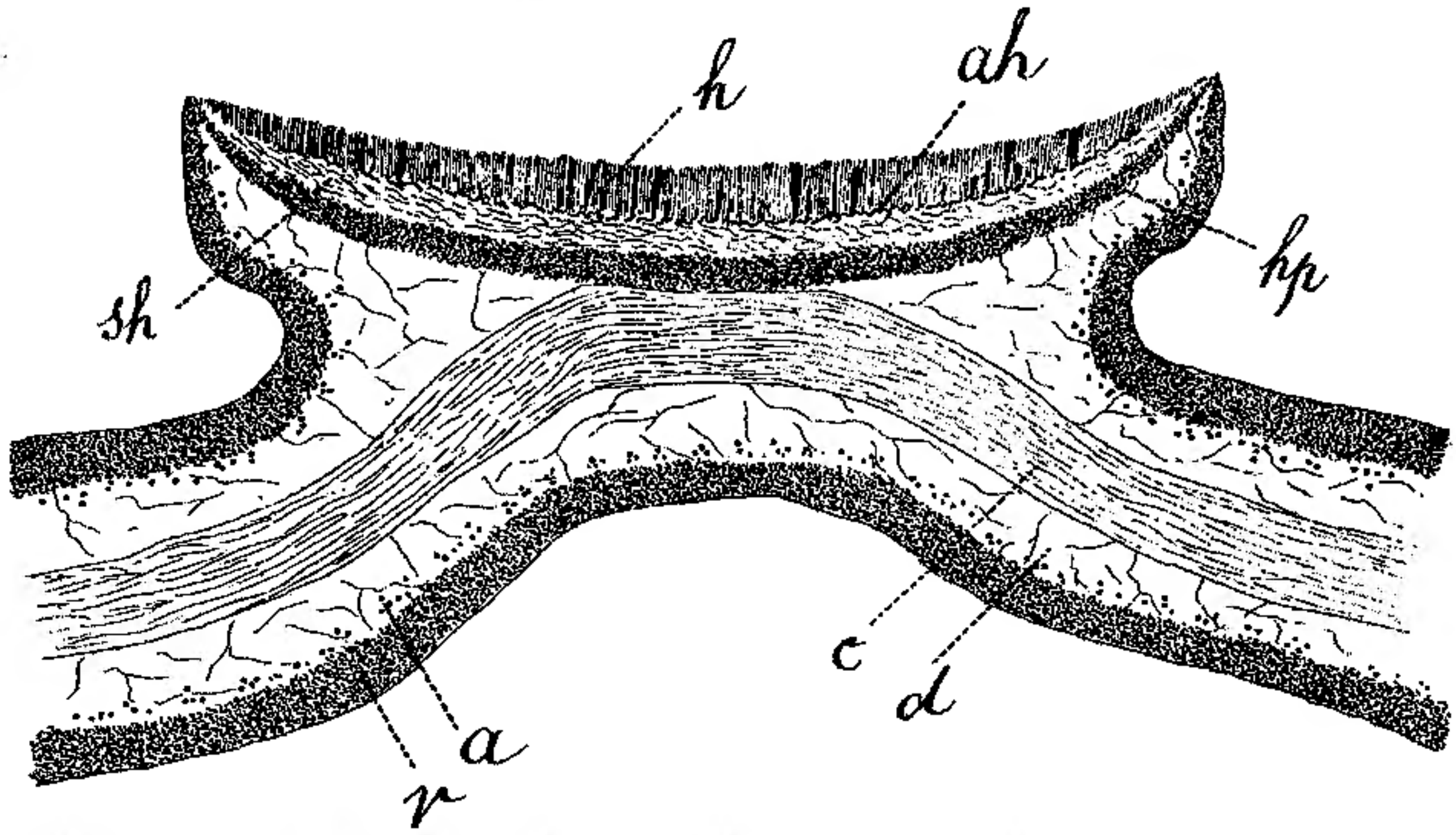


Fig. 1. Schematischer Schnitt durch eine Frucht von Usnea, längs zum Zentralstrang. Erklärung im Text.

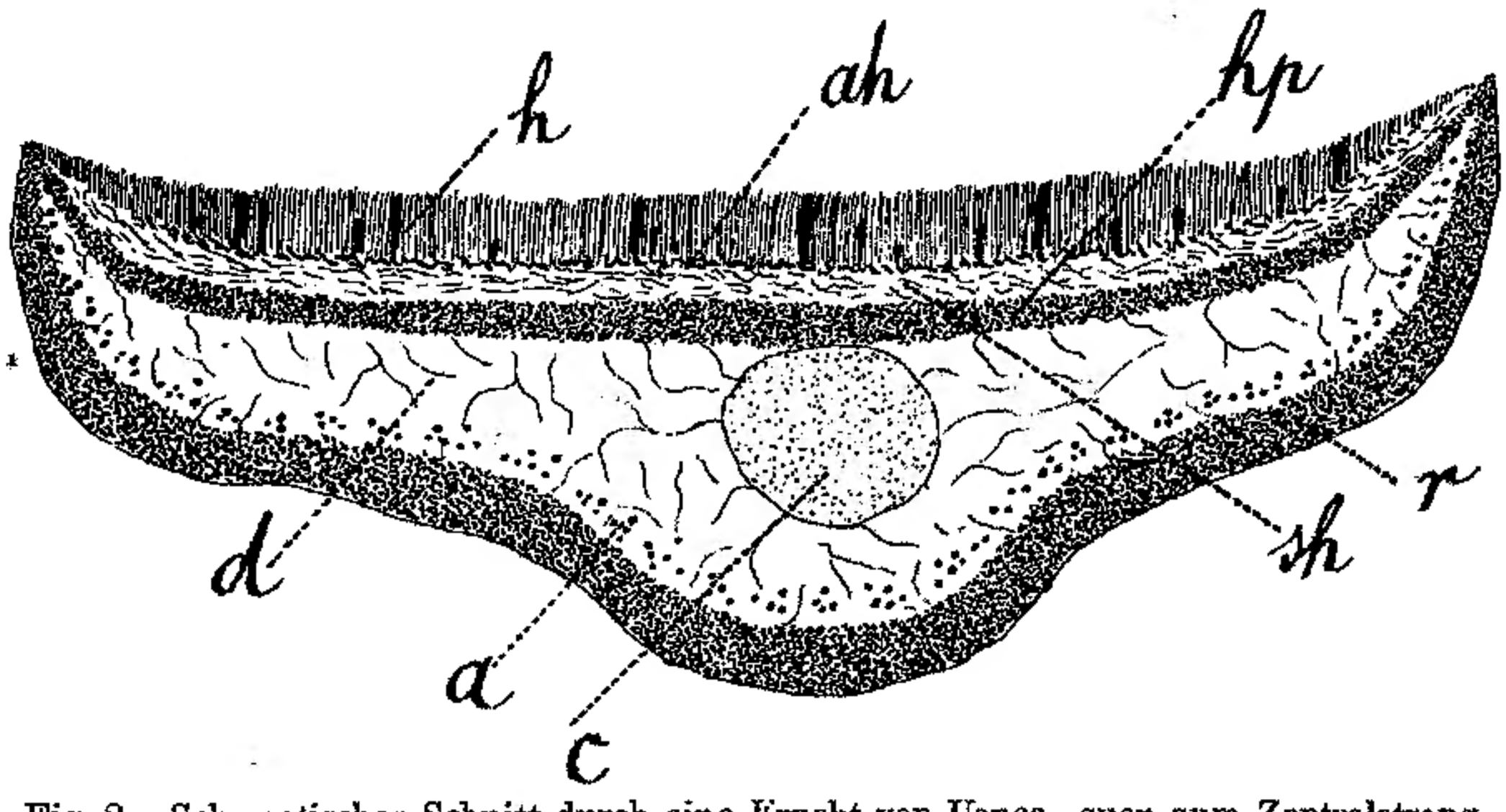


Fig. 2. Schematischer Schnitt durch eine Frucht von Usnea, quer zum Zentralstrang. Erklärung im Text.

wiedergegebene Querschnitte durch das Apothecium, bei denen der die Frucht durchziehende Zentralstrang des Thallus in Fig. 1 längs und in Fig. 2 quer getroffen ist. In beiden Figuren trifft man, wenn man von oben nach unten geht, zunächst das aus Paraphysen und Schläuchen

zusammengesetzte Hymenium (*h*), an dessen unteren Grenze die dünne Schicht der askogenen Hyphen (*ah*) verläuft. Darauf folgt ein lockeres Gewebe von Hyphen, die mehr oder weniger senkrecht zu den Paraphysen verlaufen, das Subhymenium (*sh*). Dies wird nach unten durch das sklerotische Hypothecium (*hp*) von dem Durchlüftungsgewebe (*d*) abgeschlossen, in dem der Zentralstrang (*c*) und die Algenschicht (*a*) liegen. Schließlich ist das Ganze noch umhüllt von der Rinde (*r*). Die Fig. 1 zeigt außerdem, daß Zentralstrang, Durchlüftungsgewebe und Rinde des Fruchtkörpers in kontinuierlichem Zusammenhange mit diesen Teilen des Thallus stehen.

Das erste Stadium des Entwicklungsganges, das ich auffinden konnte, ist in Taf. I Fig. 1 dargestellt. Es ist eine Verdickung in der Thallusrinde aufgetreten, die sich nach außen wie nach innen etwas vorwölbt, von dem Zentralstrang aber durch einen erheblichen Zwischenraum getrennt ist. In der Mitte dieser geschwulstartigen Bildung kann man schraubig gewundene Hyphen erkennen, die sich mit Hämatoxylin dunkel färben und die sich von dem umgebenden Gewebe außerdem durch dünnere Wandungen und weiteres Lumen unterscheiden. Dieses sind die Primordialhyphen der Carpogone. Leider konnte ich jüngere Stadien als das abgebildete nicht mit Sicherheit erkennen; deshalb muß ich es zweifelhaft lassen, ob die fünf bis sechs Carpogone, die in der fertigen Fruchtanlage zu finden sind, von einer einzigen derartigen Hyphe sich herleiten, oder ob sie an mehreren differenten Stellen angelegt werden. In dem gezeichneten Präparat waren anscheinend schon zwei getrennte Primordien vorhanden, von denen das eine etwas tiefer lag, was in Fig. 1 durch mattere Schattierung angedeutet wurde. Zwischen ihnen ist schon in einer kleinen Lücke des Gewebes der spätere Hohlraum mehr zu ahnen als deutlich wahrzunehmen. Diese Entwicklungsstufen findet man an den dünnsten und jüngsten Thallusästchen, die einen Durchmesser von 0,15—0,17 mm haben, während ihr eigener Durchmesser 35—40 μ beträgt. Das nächst ältere Stadium ist dadurch charakterisiert, daß die Thallusverdickung größer geworden ist und sich in ihr ein kleiner aber deutlicher Hohlraum ausgebildet hat. Er ist durch Auseinanderweichen und nicht etwa durch Absterben von Hyphen entstanden, denn tote Zellen finden sich darin auf diesen und den ersten weiteren Stadien noch nicht. An der Wandung dieser Höhlung liegen Knäuel dunkler Hyphen, die Ähnlichkeit mit den in Fig. 1 dargestellten haben, aber etwas größer sind. In der Fig. 2 sind es drei, von denen das eine tiefer sitzt und außerdem teilweise von einem anderen überlagert wird, so daß es nicht ganz gezeichnet werden konnte.

Die verschiedene Lage versuchte ich wieder anzudeuten. Die Fig. 3 zeigt dann, daß weiterhin eine wenn zunächst auch noch unerhebliche Vergrößerung des Hohlraumes stattfindet und außerdem die ganze Thallusverdickung wächst. Was dieses Stadium aber von dem vorhergehenden wesentlich unterscheidet, ist, daß sich jetzt etwa 5—6 Gruppen dunkler Hyphen in der Anlage nachweisen lassen. Sie sitzen unregelmäßig an der Wandung verteilt, weshalb in dem abgebildeten Schnitt, der durch die Mitte des Hohlraums geht, nur eine zur Anschauung gebracht werden konnte. Über ihre Zahl kann ich mich nicht bestimmter ausdrücken, als ich es getan habe, weil sie sich nicht alle mit absoluter Deutlichkeit voneinander trennen lassen. Die Knäuel liegen manchmal dicht aneinander, und auch, wenn sie weiter entfernt sind, finden sich Verbindungsfäden zwischen ihnen, wie das die Fig. 4 zeigt. Aus diesem Umstande und ferner aus der Tatsache, daß die Carpogone - denn um diese handelt es sich jetzt — in diesem Zustande, wo sie dicht vor der Trichogynausbildung stehen, alle ziemlich gleich groß und darum auch gleich alt erscheinen, möchte ich schließen, daß sie nicht an differenten Stellen nach und nach angelegt werden, sondern alle aus den in Fig. 1 dargestellten Primordialhyphen durch Sprossung entstehen. Die Hyphenknäuel der Fig. 2 wären demnach noch keine Carpogone, sondern Sprossungserscheinungen der Primordialhyphen, wofür auch ihre langgezogene Gestalt sprechen würde, die sich von den mehr zusammengeballten Carpogonen der Fig. 3 und 4 deutlich unterscheidet. Die letzterwähnte Fig. 4 stellt einen Schnitt dar, der nicht den Hohlraum selbst, sondern nur seine Wandung getroffen hat. Er wurde zur Wiedergabe gewählt, weil man an ihm sieht, daß einzelne der Carpogone langgestreckte, fast querwandlose Trichogyne getrieben haben, die sich auf mehr oder weniger direktem Wege der Thallusoberfläche zuwenden. Daß diese Trichogyne später auch über die Oberfläche herausragen, zeigt die Fig. 5, in der noch einmal ein einzelnes Carpogon einer etwas älteren Anlage gezeichnet wurde. Ich habe diese Bilder in meinen Präparaten nur äußerst selten zu Gesicht bekommen. Ob dies durch Kurzlebigkeit der Gebilde bedingt ist, wie das Baur [1]) für die Trichogyne von Pertusaria nachgewiesen hat, oder durch Zufälligkeiten, muß ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls ist die Folge davon, daß ich genaue Angaben über ihre Ausbildung nicht machen kann. Ich weiß weder, ob alle die fünf oder sechs Gruppen

---

1) Baur, E., Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1901, pag. 323.

dunkler Hyphen Trichogyne bekommen und so eigentlich erst zu typischen Carpogonen werden, noch ob die einzelnen Carpogone mehrere Trichogyne haben. Das letztere halte ich allerdings nach Präparaten wie Fig. 4 für wahrscheinlich, ohne aber Bestimmtes darüber sagen zu wollen, da wegen der geringen Differenzierung der einzelnen Knäuel Täuschungen nicht ausgeschlossen sind.

Das weitere Schicksal der Fruchtanlage habe ich wieder klarer verfolgen können. Ich konnte feststellen, daß sich von den verschiedenen Carpogonen nur eines weiter entwickelt, wobei es natürlich unentschieden bleiben mußte, ob dies die Folge einer Befruchtung ist, oder ob ein anderer Grund vorliegt. Die Entwicklung verläuft in sehr eigenartiger Weise, von der die Fig. 6 eine Vorstellung gibt. Hier sieht man auf der linken Seite des größer gewordenen Hohlraums das bevorzugte Carpogon liegen. Die Trichogyne sind verschwunden und es hat besonders nach unten aber auch nach der ihm zunächstliegenden Wandung eigentümliche Fäden getrieben, die sich zwischen die Hyphen der Thallusrinde einkeilen, und durch die die eigentlichen Askogonzellen allmählich in die Mitte des Hohlraums gedrängt werden. Leider kann ich nicht mit Sicherheit sagen, ob diese Fäden aus allen Zellen entstehen können, oder ob einzelne die Erscheinung nicht zeigen. Von den andern Carpogonen ist in den sämtlichen Schnitten, die durch die Anlage geführt wurden, nichts mehr nachzuweisen, als blasse, bis auf geringe geschrumpfte Plasmamassen leere Zellen, wie sie in der Fig. 6 auf der rechten Seite zu sehen sind. Offenbar sind sie alle zugrunde gegangen. In dem folgenden Stadium, Fig. 7 (um Platz zu sparen wurde nur die Höhlung gezeichnet) ist überhaupt nichts mehr von ihnen zu erkennen. Dagegen hat sich das sprossende Askogon in der eingeschlagenen Richtung weiter entwickelt. Es ist vollständig in die Mitte gerückt und treibt jetzt außer nach unten und nach den Seiten auch vereinzelt nach oben Hyphenäste aus. Beim weiteren Wachstum der Anlage treten diese Sprossungen nach oben ganz zurück hinter einer mächtigen Entwicklung der unteren Äste. In der Fig. 8, die das veranschaulicht, sind dementsprechend die dicken Askogonzellen ganz auf die obere Hälfte der Höhlung beschränkt, während der untere Teil ausgefüllt ist von einem dichten Geflecht vielfach verzweigter Hyphen, die alle von den Askogonen ausstrahlen. Wenn nach den bisher beschriebenen Bildern vielleicht noch Zweifel bestehen konnten, ob die Hyphenstrahlungen wirklich von den Askogonen ausgegangen wären und sich nicht vielmehr von der Hülle aus an diese angelegt hätten, so sind die durch dieses Präparat jedenfalls gehoben. Denn der Ver-

zweigungstypus der Hyphen zeigt ganz fraglos, daß sie von innen nach außen wachsen und nicht umgekehrt. Die Fig. 9, die bei halb so starker Vergrößerung gezeichnet wurde als die vorhergehenden, läßt dann schon erkennen, was das eigenartige Auswachsen für eine Bedeutung hat. Das lockere Gewebe, das nach unten und nach den Seiten an die Askogone anschließt, ist nichts anderes als das Subhymenium, das durch Sprossung aus diesen entstanden ist. Diese Tatsache scheint auffällig, weil man ja sonst gewohnt ist, aus den Askogonen nichts anderes als askogenes Gewebe hervorgehen zu sehen. In Wirklichkeit werden die Dinge wohl so liegen, daß nur einige von den „Askogonzellen", die man in der jungen Anlage liegen sieht, später zu eigentlich askuserzeugenden werden, und daß diese auch von den Subhymenialsprossungen ausgeschlossen bleiben. Wie bei der Schilderung der Fig. 6 erwähnt wurde, ließ sich darüber nichts sicheres feststellen, aber ich halte es für sehr wahrscheinlich, weil Baur[1]) etwas ähnliches für Collema crispum nachgewiesen hat, wo die untersten Askogonzellen, die durch undurchbohrte Querwände von den oberen schlauchbildenden getrennt waren, zu Paraphysen auswuchsen.

Von den Elementen, die die fertige Frucht zusammensetzen (siehe Textfigur 1 und 2) sind jetzt bereits drei deutlich differenziert; die askogenen Hyphen, das Subhymenium und das Hypothecium. Die Entstehungsweise und den Zusammenhang der beiden ersteren glaube ich durch das bisher gesagte klargelegt zu haben, dagegen muß ich in bezug auf das Hypothecium noch einiges nachholen. Wir sahen, daß die Primordialhyphen der Carpogone in der Rinde angelegt wurden, und daß dann ebenfalls innerhalb der Rinde ein Hohlraum und in ihm die Carpogone entstanden (siehe Fig. 1 und 2). Der Teil der Rinde nun, der den Hohlraum nach innen zu begrenzt, bildet die Ursprungsstelle des Hypotheciums. Er wölbt sich allmählich immer mehr in das Durchlüftungsgewebe hinein (siehe Fig. 1—4 u. Fig. 6), bis er schließlich (Fig. 9) vollständig die Gestalt des Hypotheciums angenommen hat. Dieser Entstehungsweise entsprechend, stimmen auch Rinde und Hypothecium in ihrer Struktur in den ersten Stadien vollständig überein. Beide sind aus einem sklerotischen Gewebe dickwandiger Hyphen aufgebaut, die so fest mit einander verkittet sind, daß man die Grenzen zwischen den einzelnen Zellwänden nur sehr schwer feststellen kann. Erst auf etwas älteren Entwicklungsstufen, etwa solchen wie sie die Fig. 8 repräsentiert, unterscheidet sich das Hypotheciumgewebe von

1) Baur, E., Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Ber. der Deutschen Bot. Ges. 1898, pag. 366.

dem der Rinde. Seine inneren Zellschichten, d. h. diejenigen, die an das Subhymenium grenzen, erscheinen jetzt dünnwandiger und inhaltsreicher, während die äußeren Schichten der Rinde mehr oder weniger gleich bleiben. Diesen Bau, der in der Fig. 9 hervortritt, behält das Hypothecium fortan dauernd bei. Es ist also eine rein vegetative Bildung, die mit den generativen Elementen der Frucht keinen genetischen Zusammenhang hat. Diese Auffassung wird außer durch den geschilderten Entwicklungsgang auch durch Bilder wie die Fig. 10 bestätigt. Es handelt sich um sterile Fruchtanlagen. Öfter als mir lieb war, habe ich in meinen Präparaten Anlagen getroffen, die bei schwacher Vergrößerung täuschend etwa solchen, wie sie die Fig. 1—3 darstellen, glichen, bei näherer Untersuchung sah ich dann aber, daß sie keine Spur von generativen Hyphen enthielten. Solche Anlagen können sich nun zu Gebilden, wie sie Fig. 10 zeigt, entwickeln. Der Größe nach entspricht es ungefähr der in Fig. 7 abgebildeten Stufe, aber das Hypothecium besitzt schon die Struktur, wie ich sie für die Fig. 9 geschildert habe. Da sich weder Askogone, noch Subhymenium, noch Reste von diesen darin finden, so muß dies Hypothecium aus vegetativem Gewebe entstanden sein. Inwiefern diese Beobachtung noch dafür spricht, daß das Subhymenium aus den Askogonen entsteht, brauche ich wohl nicht auszuführen.

Die Fig. 9 zeigt ferner, daß das Hypothecium erst jetzt in eine noch ganz lockere Berührung mit dem Zentralstrang getreten ist. Später (Taf. II, Fig. 14) ist die Verbindung meistens eine innigere. Aus der Fig. 13 auf Taf. II sieht man aber, daß selbst in Stadien, die viel älter sind als die Fig. 9, die Frucht noch vollständig von dem Zentralstrang getrennt sein kann.

In den weiteren Stadien (Taf. II, Fig. 11 ff.) tritt die junge Frucht in eine ganz neue Phase ihrer Entwicklung: Die Paraphysen werden angelegt und das Apothecium beginnt nach außen aufzubrechen. Vorbereitet wurde dies schon zu dem Zeitpunkt, den Fig. 9 auf Taf. I darstellt. Dort erkennt man, daß der Teil der Rinde, der die Frucht nach außen zu abschließt, Risse bekommt, und daß seine Hyphen blaß und inhaltsleer werden, also wohl abzusterben beginnen. Das eigentliche Aufbrechen kommt aber nicht durch Abbröckeln dieser toten Gewebe zustande, sondern die locker gewordene Rinde wird durch neue Hyphenelemente, die jungen Paraphysen, die sich von unten zwischen die Askogone einschieben, auseinandergesprengt (Fig. 11). Bisher hätte man den Wachstumstyp der Frucht mit einem sich stärker und stärker aufblähenden Gummiball vergleichen können; die Anlage wölbte sich immer

weiter in das Durchlüftungsgewebe vor, blieb aber dabei mehr oder weniger kugelig. Fortan dagegen geht das Wachstum durch das Auftreten der Paraphysen mehr und mehr in die Breite, und dem kann die Rinde nicht folgen. Über den Entstehungsort der Paraphysen kann ich mich nicht mit Bestimmtheit äußern. Sicher scheint mir zu sein, daß sie nicht aus dem Hypothecium kommen, denn dann müßte das Subhymenium, das sie doch zu durchqueren hätten, in den Fig. 11 ff. ein viel dichteres Hyphengeflecht aufweisen als in den vorhergehenden Stadien. Davon ist aber nichts zu bemerken. Auch in älteren Stadien habe ich niemals Paraphysen gefunden, die direkt aus dem Hypothecium gekommen wären. Es bleiben also als Ursprungsstellen nur die Askogone und das Subhymenium. Daß sie aus den Askogonen entspringen, ist nach allen bisherigen Erfahrungen bei Flechten und Askomyceten höchst unwahrscheinlich. Ich habe auch einen Zusammenhang zwischen beiden nie konstatieren können, was bei der Unentwirrbarkeit der Hyphen allerdings nicht allzuviel besagen will. Wichtig scheint mir aber zu sein, daß man auf älteren Stadien (Fig. 12 u. ff.) deutlich zahlreiche Paraphysen ins Subhymenium hinein verfolgen kann. Ich nehme deshalb an, daß auch die ersten Paraphysen in der Fig. 11 von dort herstammen. Scheinbar besteht also bei Usnea kein so prinzipieller Gegensatz zwischen askogenem und paraphysogenem Gewebe, wie er sonst fast überall nachgewiesen ist, denn auch das Subhymenium stammt ja aus den Askogonen. Aber es wurde oben ja schon auseinandergesetzt, daß im Askogon wahrscheinlich eine scharfe Grenze zwischen den die Schläuche und den das Subhymenium erzeugenden Zellen besteht.

Die Fig. 11 zeigt noch etwas eigentümliches, nämlich die großen Zellen, die ganz frei oberhalb der Paraphysen liegen und die nach Form und Färbung ganz den Askogonen gleichen. Höchstwahrscheinlich sind es auch solche, und zwar entsprechen sie denjenigen, die in der Fig. 9 auf Taf. I ganz oben an der Wand des früheren Hohlraums liegen und dort mit der Rinde durch Hyphenäste in Verbindung stehen. Wenn später das Einschieben der Paraphysen beginnt, so können sie wegen ihres Zusammenhanges mit der Rinde der passiven Verlagerung der übrigen Askogone ins Innere der Frucht nicht folgen und bleiben oben liegen. Auf älteren Stadien (s. Fig. 12) werden sie blasser und unscheinbarer, um schließlich ganz zu verschwinden.

Die weiteren Schicksale der Frucht sind nach den Fig. 13 u. 14 leicht verständlich. Es werden immer zahlreichere Paraphysen zwischen die alten eingeschoben, dadurch breitet sich das Apothecium immer mehr aus und bekommt schließlich die bekannte scheibenförmige Ge-

stalt. Dieses starke Flächenwachstum und der Gegendruck, den die Thallusrinde ihm leisten muß, hat zur Folge, daß das Subhymenium immer mehr zusammengepreßt wird (s. Fig. 13, 14 u. 16). Schließlich bildet es nur eine dünne Schicht zwischen Hymenium und Hypothecium, in der nur sehr schwer die genauere Struktur zu erkennen ist. Schulte gibt hiervon auf seiner Taf. II mehrere Abbildungen, weshalb ich auf solche verzichtet habe. Wie sich die askogenen Hyphen in den älteren Stadien verhalten, geht aus der Fig. 14 hervor und der Fig. 15, die nach einem Flächenschnitt durch eine entsprechende Frucht gezeichnet wurde. Während die Askogone auf den jüngeren Stufen immer mehr oder weniger zusammengedrängt in der Mitte lagen, sieht man, daß in der Fig. 14 nur hin und wieder an weit auseinanderliegenden Stellen askogene Hyphen getroffen sind. Das rührt, wie die Fig. 15 zeigt, daher, daß sie jetzt anfangen strahlenförmig auszuwachsen und sich so durch die ganze Frucht zu verbreiten. Wenn das geschehen ist und sie am Grunde der Paraphysen einen dichten Plexus gebildet haben, werden die ersten Asci gebildet. Sie entstehen (s. Fig. 16), wie bei den meisten Askomyceten, und wie es Baur [1]) für Anaptychia beschrieben hat, aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.

Damit erreichen meine Beobachtungen über die Entwicklung der Usneafrucht ihr Ende. Wenn sie auch in mancher Beziehung lückenhaft geblieben sind, so glaube ich doch wenigstens folgende Punkte sicher festgestellt zu haben. In einem Hohlraume der Rinde werden mehrere Carpogone mit Trichogynen angelegt. Alle bis auf eine gehen zugrunde, und diese bildet aus ihren Askogonzellen oder wenigstens aus solchen, die sich weder durch Färbung noch durch Gestalt von den eigentlich askuserzeugenden unterscheiden, das Subhymenium. Das Hypothecium ist ein rein vegetatives Erzeugnis der Rinde. Die Asci entstehen aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.

Schulte ist, wie oben erwähnt, zu wesentlich anderen Resultaten gekommen. Manche dieser Abweichungen mögen damit zusammenhängen, daß Schulte eine andere Form der vielgestalteten Gattung Usnea untersucht hat als ich. Das Material stammte aus Südtirol. Wie ich schon sagte, habe ich mich nicht an eine bestimmte Spezies gehalten, aber microcarpa war jedenfalls nicht unter meinem Material, was ich durch Vergleich mit den Arnoldschen Exsiccaten feststellen konnte, und was weiter auch daraus hervorgeht, daß Schulte nie Spermogonien gefunden hat, während sie bei meinen Exemplaren immer

1) Baur, E., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien I. Bot. Ztg. 1904, pag. 14.

sehr reichlich waren. Aber die Abweichungen zwischen Schultes und meiner Auffassung sind zu groß, als daß sie durch diesen Umstand allein erklärt werden könnten. Nach ihm soll nämlich das Apothecium „keine exogene, sondern eine endogene Bildung“ sein, es soll nicht in der Rinde, sondern in dem Durchlüftungsgewebe „als reiche und dichte Verzweigung desselben“ angelegt werden. In diesem Hyphenkomplex sollen Askogone, aber keine Trichogyne nachzuweisen sein. „Auch scheint es — das junge Apothecium — gleich von vornherein mit dem Zentralstrang in Konnex zu stehen.“ Das sind also Ansichten, die von meinen ganz prinzipiell abweichen. Dieser Widerspruch wird aber verständlich, wenn man das jüngste Stadium, das ich in Fig. 1 dargestellt habe, vergleicht mit dem, das Schulte als das erste von ihm aufgefundene schildert und in seiner Fig. 1, Taf. III abbildet. Wenn man die verschiedenen Vergrößerungen beachtet, so sieht man, daß er von einem viel zu weit entwickelten Zustande ausgegangen ist. Die von ihm abgebildete junge Fruchtanlage ist nach seiner Angabe 0,1 mm breit, hat also in bezug auf Größe und auch in ihrem Bau schon die Stufe erreicht, die ich in Fig. 7 auf Taf. I gezeichnet habe. Denn in seiner Darstellung von der Struktur dieses Entwicklungszustandes heißt es: „An dem jüngsten, den ich auffinden konnte, ist eine Differenzierung in Hymenium, Subhymenium und Hypothecium noch nicht deutlich wahrzunehmen, doch kann man an der radiären Richtung der Hyphen wenigstens eine Andeutung des Hymeniums erkennen“. Diese von ihm beobachteten radiär gerichteten Hyphen waren wahrscheinlich nichts anderes als solche Subhymenialsprossungen, wie ich sie oben geschildert habe. Genau läßt sich das aber nicht feststellen, da seine Zeichnung (Taf. III, Fig. 1) in viel zu kleinem Maßstab gehalten ist, als daß sie Einzelheiten zur Anschauung bringen könnte. Da Schulte von einem so relativ alten Zustande ausgegangen ist, konnte er alles, was eventuell vorher sich abgespielt hat, also die wichtigen Stadien, die meinen Figuren 1—6 entsprechen müßten, gar nicht sehen. Deshalb konnte er auch die Herkunft der einzelnen Elemente nicht mehr genau feststellen, und das scheint mir seine irrtümliche Auffassung bis zu einem gewissen Grade zu erklären. Den Einwand, daß Schulte sich vielleicht gar nicht geirrt habe, und daß der Widerspruch daher rühre, daß Usnea microcarpa sich ganz anders entwickele wie die übrigen Formen, halte ich nicht für stichhaltig. Denn es ist nicht anzunehmen, daß nahe verwandte Arten so prinzipielle Verschiedenheiten aufweisen sollten, daß einmal das Apothecium in der Rinde und das andere Mal tief im Durchlüftungsgewebe angelegt würde. Etwas anderes ist es dagegen mit der

weiteren Entwicklung. Schulte hat bei Usnea microcarpa keine Spermogonien gefunden, die männlichen Sexualorgane scheinen also verloren gegangen zu sein, und es wäre daher nicht unmöglich oder wohl sogar wahrscheinlich, daß auch das Gynaeceum eine Reduktion erfahren hat, daß also keine Trichogyne mehr ausgebildet werden. Denn der Fall, daß bei einer Flechte Trichogyne, aber keine Spermatien vorkommen, ist meines Wissens nicht bekannt, während das Umgekehrte, wobei die Spermatien also einen Funktionswechsel durchgemacht haben müssen, ja häufig ist. Schulte äußert sich nirgends bestimmt über die Herkunft der einzelnen Fruchtelemente. Für das Subhymenium fehlen derartige Angaben überhaupt. Auch in bezug auf das Hypothecium drückt er seine Meinung nicht klar aus, aber aus der schon erwähnten Bemerkung, daß das Apothecium gleich von vornherein mit dem Zentralstrang in Verbindung stände, sowie aus verschiedenen anderen Äußerungen gewinnt man den Eindruck, als ob er dem Zentralstrang eine wesentliche Rolle bei der Bildung des Hypotheciums zuschreibe. Dies stimmt also jedenfalls nicht, sondern das Hypothecium ist einzig und allein ein Produkt der Rinde. Auch über die Entstehung der Paraphysen machte er im Text keine Angaben, er gibt aber zwei Abbildungen (Taf. II, Fig. 6 u. 7), die den Anschein erwecken, als ob man im fertigen Apothecium häufig Hyphen fände, die, aus dem Hypothecium kommend, das Subhymenium geraden Wegs durchsetzen und oberhalb dieser Schicht deutlich als Paraphysen zu erkennen sind. Nach meinen Beobachtungen ist das, wie gesagt, niemals der Fall.

Von den hauptsächlichsten meiner Resultate, die ich oben zusammenstellte, scheint mir eins von allgemeinerem Interesse zu sein, weil es darauf hinweist, wie wichtig eine genauere Kenntnis der Apothecienentwicklung für die Systematik sein kann. Die Gattungen Usnea und Parmelia werden fast allgemein für nahe verwandt gehalten, und zwar gründet sich diese Annahme wohl hauptsächlich auf die Ähnlichkeit im Bau der fertigen Fruchtkörper. Bei beiden liegt unter dem Hymenium ein lockeres Subhymenium und darunter wieder das sklerotische Hypothecium. Wenn man aber die Entwicklungsgeschichte der Frucht von Parmelia acetabulum, die von Baur[1]) aufgeklärt wurde, mit der von Usnea vergleicht, so findet man ganz erhebliche Unterschiede. Denn bei Parmelia geht das Hypothecium aus dem Askogon hervor, und die askogenen Hyphen liegen nicht von Anfang an in der Mitte der Anlage, sondern durchwachsen erst später das Subhymenium,

---

1) Baur, E., Untersuchungen etc. Bot. Ztg. 1904, pag. 9.

über dessen Herkunft Baur keine speziellen Angaben gemacht hat. Während also das Hypothecium bei Usnea eine rein vegetative Bildung ist, gehört es bei Parmelia der generativen Sphäre an, oder anders ausgedrückt — vorausgesetzt, daß die Sexualhypothese richtig ist —, das eine ist ein Teil des Gametophyten, das andere des Sporophyten. Die morphologische Ungleichwertigkeit der beiden Gebilde scheint mir demnach erwiesen, sie verhalten sich zu einander, wie das Pseudopodium eines Laubmooses zu dem Sporogonfuß eines Lebermooses, und es läge nahe, das Hypothecium von Usnea ein Pseudohypothecium zu nennen. Ob sich bei dieser Sachlage die Annahme, daß Usnea und Parmelia nahe verwandt seien, aufrecht erhalten läßt, scheint mir zweifelhaft. Möglicherweise gibt es aber Übergangsformen zwischen diesen beiden so stark von einander abweichenden Entwicklungstypen. Wenigstens scheint sich Parmelia saxatilis nach den kurzen Angaben, die Baur darüber macht, wesentlich anders zu verhalten als Parmelia acetabulum, da dort das Durchwachsen der askogenen Hyphen auf sehr viel früheren Stadien stattfindet. Sicheres darüber können aber natürlich erst weitere eingehende Untersuchungen des ganzen zu den Parmeliaceen gestellten Formenkreises ergeben.

Baeomyces.

Baeomyces roseus Pers. ist schon von Krabbe[1]) untersucht worden. Ich habe seine Beobachtungen in manchen Punkten bestätigt gefunden, in anderen aber auch nicht, und vor allem scheinen mir seine Schlußfolgerungen nicht zwingend zu sein.

Das Apothecium wird, wie das Krabbe schon geschildert hat, ganz tief im Thallus angelegt. Als erstes Stadium findet man in der Markschicht unter der Algenzone ein ganz kleines Knäuel dicht verflochtener Hyphen, die sich durch nichts von den vegetativen unterscheiden. Ein etwas älteres Stadium stellt die Fig. 17 auf Taf. III dar. Man sieht, daß sich in der Mitte des Knäuels einige Hyphen herauszudifferenzieren beginnen, die sich vor den anderen vor allem durch stärkere Färbbarkeit, aber auch durch etwas größeren Durchmesser unterscheiden. Es sind die Anfänge der generativen Hyphen, die Krabbe schon gesehen hat, ohne sie aber richtig zu deuten. Er sagt nämlich, nachdem er das jüngste Stadium beschrieben hat: „Der junge Baeomyces zeigt bis zur Bildung der Paraphysen weiter keine Veränderung, als daß er durch Faserverzweigung in allen seinen Teilen

1) Krabbe, G., Entwicklung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1882, pag. 65.

stetig an Größe zunimmt. Gewöhnlich zeigen allerdings die zentralen Fasern des jungen Apotheciums ein lebhafteres Wachstum, welches sowohl aus der zarteren Beschaffenheit der Hyphen an dieser Stelle, als auch besonders aus der lebhaften Braunfärbung des Zellinhaltes bei der Behandlung mit Jod leicht zu konstatieren ist.“ Er hat die Anfänge der generativen Hyphen also für lebhaft wachsende vegetative gehalten. Ohne daß ein Carpogon oder sonst irgend etwas, was man für einen Befruchtungsapparat halten könnte, angelegt wird, entwickeln sich diese Primordien der askogenen Hyphen weiter. In der Fig. 18 auf Taf. II ist eine noch ganz im Thallus steckende Fruchtanlage gezeichnet, in der sie schon deutlicher hervortreten. Es könnte nach der Abbildung vielleicht scheinen, als ob sie aus mehreren zusammenhanglosen Stücken bestänđen, die Nebenschnitte lehren aber, daß alle miteinander in Verbindung stehen. Beim weiteren Wachstum beginnt dann das Hyphenknäuel den Thallus zu durchbrechen (Fig. 19, Taf. III), und zwar geschieht das in der Weise, daß die Kugel sich nicht mehr nach allen Richtungen gleichmäßig vergrößert, sondern nur noch nach oben senkrecht nebeneinander stehende Hyphen treibt, die die darüber liegenden Rindenschichten abheben. Krabbe hat diese Sprossungserscheinungen schon gesehen und sie richtig als Paraphysenbildung aufgefaßt. Denn wie die weiteren Stadien Fig. 20 u. 21 erkennen lassen, bilden diese parallel nach oben wachsenden Hyphen allmählich eine typische Paraphysenschicht, ohne daß irgend welche prinzipiell andersartige Vorgänge aufgetreten wären. Dem Wachstum der vegetativen Teile des Fruchtkörpers folgen auch die askogenen Hyphen. In der Fig. 19 liegen sie noch ziemlich in der Mitte der Anlage, aber einige nach oben gerichtete Fäden zeigen schon, daß sie im Begriff sind nach dorthin auszusprossen. Weiterhin hält ihr Wachstum gleichen Schritt mit dem der Paraphysen, so daß immer in gleichem Abstande hinter deren Enden die Schlauchfasern auftauchen (Fig. 20). Dabei sterben sie in dem Maße, wie sie sich oben verlängern, unten ab (Fig. 20), und die Folge davon ist, daß man auf älteren Stufen (Fig. 21 u. ff.) die unteren Teile des Fruchtkörpers ganz frei von askogenen Hyphen findet. In der Fig. 20 sieht man ferner, daß mit der Sprossung eine Verzweigung der Schlauchfasern Hand in Hand geht. Dadurch wird der ganze obere Teil des Köpfchens nach und nach von ihnen durchsponnen, wie das die Fig. 21 veranschaulicht. Diese zeigt außerdem, daß schon jetzt, wo die Frucht erst 0,3—0,4 mm über die Thallusoberfläche hinausragt, die ersten Schläuche angelegt werden. Über deren Entstehung habe ich mich am besten an Quetschpräparaten von

reifen Apothecien, die in toto mit stark verdünnter Kleinenbergscher Hämatoxylinlösung gefärbt waren und dann in Glyzerin untersucht wurden, orientieren können. Die Fig. 24 stellt eines von den Bildern dar, die man auf diese Weise bekommt. Offenbar werden die Asci hier nicht aus der vorletzten Zelle der Traghyphe gebildet, sondern aus der letzten, wie das Guillermond[1]) für eine nicht näher bezeichnete Spezies von Peziza beschrieben hat. Die Fig. 22 u. 23 schließlich geben eine Vorstellung, wie sich der reife Fruchtkörper weiter entwickelt. Die askogenen Hyphen füllen später nicht mehr das ganze Köpfchen gleichmäßig aus, sondern sie bilden eine mehr oder weniger halbkugelige Zone unterhalb der Paraphysenschicht. Für weitere Einzelheiten kann ich auf Krabbes Darstellung verweisen.

Schließlich will ich noch erwähnen, daß Spermogonien bei Baeomyces roseus zwar vorkommen, aber doch so selten sind, daß ich lange Zeit geglaubt habe, sie fehlten überhaupt.

Nach dem geschilderten Entwicklungsgang muß man Baeomyces wohl für eine apogame Flechte halten. Also für eine Form, bei der die Geschlechtsorgane nicht mehr funktionieren. Da aber solche bei apogamen Pflanzen in der Regel doch noch vorhanden sind, so ist zu vermuten, daß auch hier auf sehr frühem Stadium Askogone als Verzweigungen der vegetativen Hyphen gebildet werden, die man nur mit unseren Mitteln von dem übrigen Gewebe — dem askogenen wie dem vegetativen — nicht deutlich unterscheiden kann. Aus diesen Askogonzellen allein müßten sich dann die Schlauchfasern entwickeln. Vielleicht sind die dunklen Hyphen in den Knäueln der Fig. 17 solche Askogone, vielleicht sind es aber auch schon askogene Hyphen. Der Umstand, daß auf diesem Stadium schon ein verhältnismäßig großer Komplex von Hüllhyphen vorhanden ist, mag es unwahrscheinlich erscheinen lassen, daß darin erst die Askogone stecken sollen. Aber Baur[2]) hat ja nachgewiesen, daß bei Lecanora subfusca zunächst die Paraphysen entstehen und erst dann zwischen ihnen die Carpogone. Das ist also im Prinzip derselbe Fall, wie ich ihn für Baeomyces annehme, denn auch hier entwickeln sich ja aus dem Knäuel der Hüllhyphen die Paraphysen und die Askogone würden den Carpogonen von Lecanora entsprechen. Aber auch wenn diese Auffassung nicht richtig sein sollte, so steht doch soviel jedenfalls fest, daß sich bei Baeomyces die Schlauchfasern auf ganz jungen Stadien und viel früher als die Paraphysen

*

1) Guillermond, A., Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des ascomycètes. Revue génér. de bot., T. XVI, 1904, pag. 60.

2) Baur, E., Untersuchungen etc. Bot. Ztg. 1904, pag. 14.

differenzieren, und daß beide Gewebeelemente dann wie bei allen übrigen Flechten und Askomyceten dauernd getrennt bleiben.

Krabbe ist bei seiner Untersuchung zu einem ganz anderen Ergebnis gekommen. Allerdings weniger durch direkte Beobachtung als durch indirekte Schlußfolgerung. Er sagt nämlich, daß wegen der Schwierigkeit Schnitte durch die jüngsten noch im Thallus eingeschlossenen Stadien zu bekommen, die Frage nach der Anlage der Schlauchfasern „einfach ungelöst hat bleiben müssen". „Man ist demnach hier schon gezwungen bis zur Anlage der ersten Schläuche zu warten, um von diesen aus abwärts die Schlauchfasern zu verfolgen, und es ist dann auch in den meisten Fällen nicht schwer, dieselben von der Paraphysenschicht abwärts oft ziemlich weit zu verfolgen, bis zu Punkten, wo man mit Bestimmtheit sagen kann, daß sie sich nicht mehr von den übrigen unterscheiden lassen. Tatsache ist also, daß auch bei Baeomyces in dem jungen Fruchtkörper zwei getrennte, anatomisch unterscheidbare Fasersysteme nicht vorhanden sind. Demnach ist es zum mindesten wahrscheinlich, daß auch im gegenwärtigen Falle Paraphysen und Schlauchfasern aus einem anfänglich homogenen Grundgewebe sich herausdifferenzieren." Krabbe hat also aus dem Bau des fertigen Fruchtkörpers auf seine Entwicklung geschlossen. Dabei mußte er zu den eben zitierten Resultaten kommen, da, wie wir sahen, die askogenen Hyphen in dem Maße, wie sie oben weiter wachsen, unten absterben. Wenn man also reife Früchte untersucht, so wird man in ihnen die askogenen Hyphen wohl eine Strecke weit zurück verfolgen können, aber bald an einen Punkt gelangen, wo sie scheinbar ohne Grenze in das Paraphysengewebe übergehen. Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, ist das aber eine Täuschung, und damit fällt auch Krabbes Folgerung, daß bei Baeomyces zwei getrennte, anatomisch unterscheidbare Fasersysteme nicht vorhanden sind.

Sphyridium.

Die Entwicklungsgeschichte der Früchte der Gattung Sphyridium ist wie die von Baeomyces durch Krabbe untersucht worden und in seiner oben zitierten Arbeit dargestellt. Ich bin bei der Nachprüfung seiner Angaben über diese Flechte zu weit stärker von den seinigen abweichenden Ergebnissen gekommen als bei Baeomyces. Ich will zunächst den Entwicklungsgang von Sphyridium byssoides Th. Fr., wie er sich nach meinen Beobachtungen abspielt, schildern, um erst im Anschluß daran die Differenzpunkte mit Krabbe zu erörtern.

Der Fruchtkörper wird nicht wie bei Baeomyces tief im Innern des Thallus angelegt, sondern er verdankt seine Entstehung Wachstumsvorgängen der alleräußersten Gonidien- und Rindenschichten (siehe Fig. 25, Taf. III). Diese zeigen an Stellen, wo die Fruchtkörperbildung vor sich gehen soll, eine von dem übrigen Thallus stark abweichende Struktur. Während sonst die Hyphen nur als dünne langzellige Fäden ziemlich spärlich zwischen den Algen verteilt liegen, sind sie hier dick, kurzgliederig und zahlreicher. Man hat den Eindruck, als ob in den angeschwollenen, plasmareichen Zellen Nährmaterialien für den Aufbau der Frucht zusammengehäuft würden. Besonderes Streckungswachstum ist in diesen allerjüngsten Stadien noch nicht wahrzunehmen, aber durch die geschilderten Vorgänge ist doch schon eine geringe Vorwölbung über die Thallusfläche entstanden. Diese wird bald stärker, wenn die Hyphen der jungen Anlage anfangen in die Länge zu wachsen. Hierbei werden die Algen, die sich in ihrem Bereich befanden, passiv mit in die Höhe gehoben, und daher kommt es, daß man auch noch auf älteren Stufen (s. Fig. 28, Taf. IV) Reste von ihnen selbst an der Spitze der Frucht findet. Die Hyphen selber werden wieder dünner und ihre Zellen wieder länger, nur den starken Plasmagehalt bewahren sie und unterscheiden sich dadurch lebhaft von den Thallusfäden (s. Fig. 26). Im Gegensatz zu den in mancher Beziehung ähnlichen entsprechenden Gebilden bei Baeomyces haben die Hyphen hier nicht die senkrecht parallele Anordnung, sondern sind ganz wirr durcheinander geflochten. Ein weiterer Gegensatz zu Baeomyces ist, daß man keine abgestorbenen und losbröckelnden Thallusteile über der Anlage findet. Die ganze Rinden- u. Gonidienzone nimmt an der Fruchtkörperbildung mit teil. Der wesentlichste Unterschied ist aber, daß bisher noch nichts von generativen Hyphen in der Anlage zu sehen ist. Erst auf Stadien, die den Thallus um 0,12 bis 0,15 mm überragen, wie ein solches in der Fig. 27 abgebildet ist, lassen sich dunkler gefärbte Hyphen nachweisen, die allem Anscheine nach die Anfänge der generativen Elemente vorstellen. Man erkennt, daß diese Hyphen an einigen Stellen, ohne daß sich eine scharfe Grenze feststellen ließe, in das vegetative Gewebe übergehen, und ferner, daß in der Mitte des kleinen Köpfchens ein etwas dichterer Komplex von ihnen liegt, von dem aus vereinzelte Fäden nach den Seiten sich ausspinnen. Auf etwas älteren Stufen treten die dunklen Hyphen erheblich reichlicher auf und zwar in der eigenartig nesterartigen Verteilung, wie sie die Fig. 28 zeigt. Gewöhnlich findet man 10—15 solcher Knäuel in den verschiedenen durch eine derartige Anlage geführten Schnitten. Sie erfüllen den oberen Teil des Fruchtkörpers ziemlich gleichmäßig und

scheinen durch allerdings nicht immer deutlich erkennbare Fäden miteinander in Zusammenhang zu stehen. Dieser Umstand, in Verbindung mit den Bildern, wie Fig. 27 eins wiedergibt, macht es mir wahrscheinlich, daß die Hyphenknäuel nicht einzeln angelegt werden, sondern durch Sprossung von einem einzigen Punkte her, nämlich dem, wo sich in der Fig. 27 der dichtere Komplex dunkler Hyphen befand, entstanden sind. Die Fäden, die man von dort ausgehen sieht, wären dann dazu bestimmt an den verschiedenen Stellen des Fruchtkörpers solche Knäuel zu bilden. Wegen des Hyphengewirrs und der Schwierigkeit, die Gebilde durch Färbung deutlich zu isolieren, muß diese Frage aber unentschieden bleiben. Viel mehr als 10—15 solcher Nester scheinen auch beim weiteren Wachstum des Fruchtkörpers nicht mehr angelegt zu werden. Man findet sie nur durch die Sprossungen der dazwischen liegenden vegetativen Hyphen auseinandergedrängt und ziemlich gleichmäßig unter der Oberfläche des Köpfchens verteilt, das jetzt ungefähr 0,65 mm groß ist (s. Fig. 29). Aus diesen Gebilden gehen nun, wie wir später sehen werden, die askogenen Hyphen hervor, und es entsteht also die Frage, ob man es hier mit typischen Carpogonen zu tun habe oder nicht. Ich glaube das verneinen zu müssen. Zunächst haben sie sehr selten die für die Carpogone charakteristische schraubige Gestalt, meistens sind sie sehr locker und unregelmäßig gebaut, wie das in der Fig. 29 hervortritt. Sie gleichen darin bis zu einem gewissen Grade den von Baur für Cladonia pyxidata beschriebenen Carpogonen. Aber während sich dort immer deutliche Trichogyne fanden, die die Organe zu typischen Carpogonen stempelten, scheinen solche hier zu fehlen. Wohl sieht man häufig von den dunklen Hyphenknäueln aus einzelne trichogynartige Fäden sich nach dem Rande hinziehen, den sie manchmal erreichen, in den meisten Fällen aber nicht, und die niemals darüber hinwegragen. Sie sind gewöhnlich stark gewunden und gehen selten direkt auf die Oberfläche zu, wie man das von den Trichogynen gewohnt ist. Häufig trifft man mehrere solcher Fäden und zwar dann von der Peripherie des Knäuels ausgehend. Einen besonders auffälligen Fall, bei dem nur ein einziges aus der Mitte kommt, habe ich in der Fig. 30 dargestellt. Man sollte meinen, man brauche nur den nächsten Serienschnitt zu vergleichen, um das fehlende Ende der Trichogyne zu finden. Aber trotz des eifrigsten Suchens bei all den vielen derartigen Präparaten, die mir zu Gesicht gekommen sind, habe ich die Fortsetzung nie mit Sicherheit feststellen können. Auch die Möglichkeit, daß es sich immer um noch nicht fertige oder „verblühte“, wie Baur sich einmal ausdrückt, Trichogyne handelte, halte ich für ziem-

lich ausgeschlossen, denn ich habe reichliches Material aus allen Monaten des Jahres, mit Ausnahme von Juli und August, untersucht. Infolgedessen hätte mir die Trichogynausbildung, auch wenn sie an eine bestimmte Jahreszeit gebunden wäre, meiner Ansicht nach nicht entgehen können. Ich glaube deshalb, daß regelrechte Trichogyne bei Sphyridium nicht mehr angelegt werden, sondern daß wir hier reduzierte Gebilde vor uns haben, die wahrscheinlich früher als Empfängnisapparate gedient, heute aber diese Funktion aufgegeben haben. Bestärkt werde ich in dieser Auffassung durch die Tatsache, daß Spermogonien zwar vorkommen, aber doch so selten, daß Krabbe z. B. gar keine gefunden hat. Jedenfalls sind sie zu spärlich, als daß sie für eine Befruchtung in Betracht kämen. Auf den weiteren Stadien entwickeln sich nun nicht alle von diesen „Ex"-Carpogonen zu askogenen Hyphen weiter, sondern nur einige wenige. Am einfachsten ließe sich diese Erscheinung, daß von einer größeren Zahl von potentiellen Früchten nur einzelne wirklich zu Früchten werden, durch die Annahme erklären, daß die Weiterentwicklung von dem Eintreten einer Befruchtung abhängig ist, und daß bei den degenericrenden Anlagen diese eben ausgeblieben ist. Dieser Hypothese erwachsen im vorliegenden Falle aber daraus Schwierigkeiten, daß typische Trichogyne ja zu fehlen scheinen. Man muß also entweder annehmen, daß für die Weiterentwicklung der Sphyridiumcarpogone ganz andere, bisher vollständig unbekannte Faktoren entscheidend sind, oder daß an die Stelle der Befruchtung durch Spermatien ein anderer Sexualakt getreten ist. Die neuesten Forschungen über die Entstehungsweise der Ächidien der Uredineen zeigen, daß dies nicht ganz ohne Analogien wäre. Denn aller Wahrscheinlichkeit nach sind auch die eigenartigen Zellfusionen am Grunde der Ächidiosporenreihen an die Stelle einer ehemaligen Trichogynbefruchtung getreten. Wie dem auch sei, sicher ist es, daß die meisten der Sphyridiumcarpogone verschwinden, während eins bis höchstens drei auswachsen. Die Fig. 31 auf Taf. V zeigt ein solches Bild. Ganz links liegt ein schon vollkommen degeneriertes Carpogon, auf der rechten Hälfte eins, das lebhaft askogene Fäden treibt, wieder rechts von diesen eins, das noch keine Veränderungen aufweist, und auf der linken Seite des auswachsenden ein viertes in den ersten Stadien der Degeneration. Diese dokumentiert sich dadurch, daß das Plasma in einzelnen Zellen zu dunklen Klumpen sich zusammenballt, in anderen wieder ganz schwindet. Später, wenn die Zellen vollständig abgestorben sind, werden ihre Reste von den vegetativen Hyphen verdrängt, so daß man auf vorgerückten Stufen nichts mehr von ihnen entdecken kann. Die auswachsenden Fäden der sich

weiter entwickelnden Carpogone dagegen haben reichen Plasmagehalt und sind vor den Carpogonzellen durch erheblich größere Dicke ausgezeichnet. Da diese Einzelheiten bei dem kleinen Maßstab der Fig. 31 nicht zur Anschauung gebracht werden konnten, habe ich in der Fig. 32 nochmals ein degenerierendes und ein auswachsendes Carpogon bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Der Vergleich dieser Zeichnung mit der Fig. 30 wird das Gesagte erläutern. Ich habe nicht beobachtet, daß irgend eins der Carpogone bei der Weiterentwicklung bevorzugt sei. Es wächst im Gegenteil manchmal eins aus, das am Scheitel des Fruchtkörpers liegt, manchmal aber auch eins, das mehr seitlich orientiert ist. In diesem Fall wenden sich die askogenen Hyphen, wie das aus der Fig. 31 hervorgeht, der Scheitelpartie des Köpfchens zu. Offenbar hängt das damit zusammen, daß hier weiterhin die ersten Asci und Paraphysen entstehen. Krabbe hat diese Vorgänge genau beschrieben und in seiner Fig. 3, Taf. II abgebildet. Ich kann deshalb auf eine Darstellung verzichten, ebenso wie auf die der weiteren Schicksale der Frucht, die Krabbe ebenfalls sorgfältig geschildert hat. Erwähnen will ich nur, daß ich nie einen Zusammenhang zwischen askogenen Hyphen und Paraphysen gesehen habe; diese gehen offenbar immer nur aus den vegetativen Teilen des Fruchtkörpers hervor. Hervorheben muß ich ferner, daß auch hier wie bei Baeomyces die Schläuche aus der letzten Zelle der Traghyphe gebildet werden, wie das die Fig. 33 u. 34 auf Taf. IV zeigen. Krabbe hat dies bei Sphyridium schon beobachtet. Er gibt zwar keine Zeichnung, beschreibt den Vorgang aber so treffend, daß ich seine Worte hier einfach wiedergeben möchte: „Die Endzelle einer Schlauchfaser wächst zu einem langen Schlauche aus, in dessen Innerem die Sporen zur Ausbildung kommen. Unterhalb dieses Schlauches, in der Stützzelle desselben, kommen sehr bald mehrere neue Zellen .... zur Entwicklung und wachsen ebenfalls zu Schläuchen aus. So sitzen die Schläuche am Ende ihres Tragfadens, wie die Arme an einem Kandelaber.“ Ich glaubte diese Angaben besonders bestätigen zu sollen, weil man an ihrer Richtigkeit auf Grund der neueren Kenntnisse über die Askusanlage bei anderen Askomyceten vielleicht zweifeln möchte.

Ich könnte damit die Schilderung des Sphyridiumfruchtkörpers verlassen, um mich zu den Differenzpunkten mit Krabbe zu wenden, wenn es nicht bei dieser Flechte noch Gebilde gäbe, deren Geschichte in mancher Beziehung anders als die normale verläuft. Krabbe hat schon festgestellt, daß bei Sphyridium eine Art falscher Verzweigung dadurch zustande kommt, daß die Fruchtscheibe an einzelnen Stellen

abstirbt und dann die am Leben gebliebenen Teile durch interkalares Wachstum der darunter liegenden vegetativen Partien auf besondere Stiele gehoben werden. Ich kann das nur bestätigen, muß aber betonen, daß es außer dieser Pseudoverzweigung auch Fälle von echter Verästelung gibt, d. h. solche, die durch Teilung oder Gabelung des Fruchtkörpers entstehen, bevor überhaupt das Hymenium angelegt ist. So zeigt die Fig. 36 auf Taf. V ein zweiästiges Exemplar. In jedem Ast befindet sich ein Plexus von askogenen Hyphen und darüber die Paraphysen, Asci sind noch gar nicht vorhanden. Durch teilweises Absterben der Lamina kann also diese Verzweigung unmöglich entstanden sein. Wie ein solches Gebilde sich weiter entwickeln kann, zeigt die Fig. 37. Es fragt sich nur, ob irgend eine Ursache für das Auftreten der Verzweigungen sich erkennen läßt. Ich dachte zunächst, diese entständen dadurch, daß mehr als ein Carpogon zum Auswachsen käme und dann der Fruchtkörper an den Stellen, wo diese lägen, zu stärkerem Wachstum angeregt würde. Aber durch Bilder wie die Fig. 35 wurde ich eines besseren belehrt. Man sieht hier, daß die Verzweigungen schon im Stadium der Carpogonbildung vor sich gehen, mit dem Auftreten des askogenen Hyphen also nichts zu tun haben können. Auffallend ist an diesem, wie an allen anderen Verzweigungsbildern, die ich gefunden habe, daß der Fruchtkörper viel größer ist, als er beim normalen Entwicklungsgang auf der betreffenden Stufe zu sein pflegt. Vielleicht hängt es damit zusammen, daß man manchmal ziemlich große Fruchtkörper findet, die nur aus vegetativen Hyphen bestehen, ohne jede Andeutung von Carpogonen. Möglicherweise bilden diese später die Verzweigungen. Leider habe ich Übergänge von diesen zu Bildern, wie sie die Fig. 35 zeigt, die also Verästelung, aber nur vegetative Elemente aufweisen müßten, niemals gesehen. Überhaupt findet man alle diese Bildungen ziemlich selten, so daß manches in ihrer Entwicklungsgeschichte unklar bleiben mußte. So ist es z. B. auffällig, daß zwar die Carpogone auch bei den verzweigten Fruchtkörpern gleichmäßig über die ganze Oberfläche verteilt sind (s. Fig. 35), daß aber die askogenen Hyphen sich nur in den Ästen entwickeln. Ich stelle mir das so vor, daß, wenn ein nicht am Scheitel eines Astes liegendes Carpogon zur Weiterentwicklung kommt, dieses dann nach dorthin auswächst, wie wir etwas Ähnliches ja auch beim normalen Fruchtkörper konstatierten (s. Fig. 31). Da ich aber bei den Verzweigungsbildern die Stadien des Auswachsens bezw. Degenerierens der Carpogone nicht beobachtet habe, kann ich hierüber nichts Sicheres aussagen. Ebensowenig kann ich das über das Zustandekommen der noch kompliziertere

Verzweigungssysteme, die man hin und wieder trifft. So kommen z. B. Fruchtkörper vor, die sich oben tellerförmig verbreitern und dann vom Rande oder auch von der Fläche des so gebildeten Tellers ein oder zwei kleine Äste treiben. Auch wiederholte Verzweigungen habe ich, wenn auch nur sehr selten, beobachtet.

Wie erwähnt, stimmen die hier vorgetragenen Ansichten über den Entwicklungsgang des Sphyridiumfruchtkörpers in verschiedenen Punkten nicht mit Krabbes Angaben überein. Über die erste Anlage ist er zu wesentlich gleichen Ergebnissen gekommen wie ich. Dann sagt er aber, nachdem er ungefähr das Stadium meiner Fig. 26 auf Taf. IV geschildert hat: „Dies ist der junge Fruchtkörper. Mit demselben gehen nunmehr bis zur Paraphysenbildung keine weiteren Veränderungen mehr vor sich." Von den von mir als Carpogone gedeuteten Gebilden hat er also, wohl wegen seiner primitiven Färbungsmethode, nichts gesehen. Infolgedessen kommt er dann in bezug auf die Entstehung der askogenen Hyphen, die nach ihm „erst, nachdem das keulenförmige Ende des Apotheciums von einer in ihrer Größe variierenden Paraphysenkappe bedeckt ist, in einiger Entfernung unterhalb derselben zum Vorschein kommen", zu von mir prinzipiell abweichenden Schlüssen. Denn da er besondere Organe, in denen eine Befruchtung hätte stattfinden können, nicht aufgefunden hat, so schließt er, daß „die Schlauchfasern weiter nichts sind als die fortwachsenden, die Schlauchfaserform allmählich annehmenden Faserenden des reproduktiven Sprosses". Mit anderen Worten, er nimmt an, daß auch hier, ebenso wie er es für Baeomyces annimmt, sich askogene Hyphen und Paraphysen aus einem anfänglich homogenen Hyphenknäuel allmählich herausbilden, ohne daß ein scharfer Gegensatz zwischen beiden Elementen bestände. Das trifft, wie wir gesehen haben, schon für Baeomyces wahrscheinlich nicht zu, sicherlich aber nicht für Sphyridium, da hier die askogenen Hyphen aus deutlich differenzierten Gebilden entstehen, in denen vielleicht ein, wenn auch noch gänzlich unaufgeklärter Sexualakt vor sich geht.

Krabbe gibt an, mehrere Arten der Gattung Sphyridium untersucht zu haben. Er bezeichnet sie als S. fungiforme Schr., S. carneum Fw. und S. placophyllum Wahlb. In systematischen Flechtenwerken herrscht keine völlige Übereinstimmung über die Bewertung dieser Formen. Während die meisten Autoren nur eine Spezies S. byssoides Th. Fr. syn. fungiforme Fw. beschreiben und darunter zwei Varietäten unterscheiden, rupestre Pers. und carneum Fl., kennen mehrere drei verschiedene „gute Arten", byssoides Th. Fr., speciosum Kbr. und placophyllum Th. Fr., wobei byssoides wieder in die beiden genannten Unter-

arten gespalten wird. Auch noch andere Gruppierungen kommen vor. Diese Uneinigkeit mag daher rühren, daß es tatsächlich ganz unmöglich ist, die verschiedenen Formen sicher von einander zu trennen, denn an geeigneten Stellen findet man alle nebeneinander, durch ganz allmähliche Übergänge verbunden. An einem Standorte auf dem Schloßberge bei Freiburg habe ich beobachtet, daß ein und derselbe Thallus, wo er auf Lehmboden wuchs, die staubige Form annahm, die als carneum beschrieben wird. Wo er einen Stein bedeckte, hatte er das typisch warzig-körnige Aussehen der rupestre-Form und an anderen Stellen näherte sich seine Gestalt wieder dem blattförmigen Thallus von placophyllum. Außer der Beschaffenheit des Thallus wird auch die Größe des Fruchtkörpers zur Unterscheidung benutzt, aber diese ist nach meinen Erfahrungen so wechselnd und seine Gestalt ist überhaupt, wie wir gesehen haben, so mannigfaltig, daß damit erst recht nichts anzufangen ist. Ich glaube deshalb, daß die Trennung der Gattung Sphyridium in die verschiedenen Arten und Unterarten nicht berechtigt ist. Diese Fragen brauchten uns hier aber gar nicht zu beschäftigen, wenn nicht Krabbe für S. carneum eine ganz besondere Entwicklungsweise der Fruchtkörper beschrieben hätte. Diese sollen äußerlich zunächst dadurch ausgezeichnet sein, daß sie nicht die für Sphyridium und Baeomyces sonst charakteristische pilzhutförmige Gestalt besitzen, sondern am Scheitel abgeplattet und oft sogar trichterförmig eingesenkt sind. Ferner sollen sie weder Paraphysen noch Asci ausbilden. Askogene Hyphen dagegen sollen vorhanden sein und zwar als gleichmäßig unter der Oberfläche des Scheitels verteilte Knäuel. Als ich zuerst die später als Carpogone erkannten Gebilde auffand, glaubte ich solche Knäuel vor mir zu haben, erkannte aber bald, daß sie sich in mehrfacher Beziehung von jenen unterscheiden. Erstens treten sie — wenigstens in den normalen nicht verzweigten Exemplaren — in viel jüngeren Stadien auf als die Knäuel, die Krabbe für carneum schildert, und zweitens werden sie von weit zarteren, englumigeren Hyphen gebildet, was beides aus einem Vergleich meiner Figuren mit seiner Abbildung 4, Taf. II hervorgeht. Später habe ich dann auch den Krabbeschen carneum-Typ einige Male unter meinen Präparaten gefunden. In der Fig. 38 ist ein solcher Fruchtkörper abgebildet, der ganz mit der Krabbeschen Zeichnung übereinstimmt. Wenn man die Fig. 38 mit der im gleichen Maßstab gehaltenen Fig. 35 vergleicht, so wird das über die verschiedene Form der Carpogone Gesagte deutlich werden. Ich halte den „carneum-Fruchtkörper“ für eine anormale Erscheinung, die durch irgend eine Störung im Entwicklungsgang zustande gekommen ist. Ich schließe das

vor allem daraus, daß man in diesen Gebilden tief im Innern des Fruchtkörpers (s. Fig. 38) abgestorbene Reste von dunklen Hyphen findet, die manchmal dichter zusammengedrängt liegen, manchmal in mehr gestreckter Gestalt das Gewebe durchziehen. Das ist etwas, was ich in normalen Fällen nie beobachtet habe. Die Entwicklungsgeschichte dieser eigenartigen Gebilde muß ich, weil ich sie so selten zu Gesicht bekommen habe, vollständig unaufgeklärt lassen. Da ich aber verschiedentlich abgeplattete bezw. eingesenkte Fruchtkörper mit Schläuchen und Paraphysen angetroffen habe, so glaube ich nicht, daß sie steril bleiben, wie Krabbe das annahm. Auch habe ich nicht konstatieren können, daß sie auf Thalli mit carneumähnlichem Habitus beschränkt sind, oder daß solche nur diese Art von Fruchtkörpern besitzen.

Icmadophila.

Icmadophila aerigunosa (Scop.) Trev. ist meines Wissens auf ihre Fruchtentwicklusg hin noch nie eingehender untersucht worden. Nur bei Reinke[1]) finden sich darüber einige Angaben. Er sagt nämlich, nachdem er den Bau des aus einzelnen Körnern zusammengesetzten Thallus geschildert hat: „Einzelne dieser Thalluskörner beginnen dann, durch interkalares Wachstum sich zu vergrößern. Auf Durchschnitten bemerkt man bald einen äußeren gonidienreichen Mantel über einem aufgetriebenen, gonidienarmen Innenkörper sich hinwegziehen. In dem letzteren schwinden die Gonidien zuletzt ganz, so daß er zu einem farblosen Marke wird. Ein solches vergrößertes Korn der Kruste ist der Anfang des sekundären Thallus. Es wächst empor, auf seinem Scheitel entsteht die Anlage eines Apotheciums, durch welche die gonidienführende Außenschicht durchbrochen beziehungsweise auseinandergedrängt wird.“ Diese Darstellung stimmt mit den Tatsachen überein, soweit sie sich durch Handschnitte und ohne kompliziertere Färbungen aufklären lassen. Bei eingehender Untersuchung findet man aber ungleich verwickeltere Verhältnisse.

Die Anfangsstadien der Fruchtkörperbildung bei dieser Flechte haben große Ähnlichkeit mit denen von Baeomyces. Auch hier ist es ein kleines Knäuel von dicht verschlungenen Hyphen, in denen sich anfänglich keine weitere Differenzierung erkennen läßt (s. Fig. 39, Taf. V). Der einzige Unterschied von Baeomyces ist, daß dies Gebilde bei Icmadophila nicht tief unterhalb der Gonidienschicht, sondern in den unteren Partien dieser Zone selbst liegt. Auch die nächste Stufe, die

1) Reinke, J., Abhandlungen über Flechten III. Jahrbuch f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XXVIII, pag. 114.

in der Fig. 40 abgebildet ist, stimmt im wesentlichen mit dem entsprechenden Stadium von Baeomyces überein. Man sieht, daß sich auch hier im Innern des Knäuels einzelne stärker färbbare und dickere Hyphen herausbilden (s. Fig. 40). Während diese aber bei Baeomyces direkt zu askogenen Fäden auswuchsen, verläuft die Entwicklung hier ganz anders. Es werden nämlich bei Icmadophila typische Carpogone mit deutlichen Trichogynen angelegt. Das geht in der Weise vor sich, daß sich zunächst die ganze Anlage vergrößert (s. Fig. 41). Die generativen Hyphen darin treten dann stärker hervor, und man findet sie an den verschiedensten Stellen des jetzt 80—90 μ im Durchmesser haltenden Faserknäuels. Manchmal sind sie zu dichteren Komplexen vereinigt, manchmal wachsen sie aber auch streckenweise unverzweigt fort. Es läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob sie alle durch Verzweigung von einem Punkte aus entstehen, oder ob sie mehrmals angelegt werden. Während diese Vorgänge innerhalb des Thallus stattgefunden haben, indem die junge Frucht hauptsächlich nach unten zu in das lockere unterhalb der Algenschicht liegende Gewebe hineinwuchs, findet sie beim weiteren Wachstum dort gewöhnlich — auf Ausnahmen werde ich noch zu sprechen kommen — keinen Platz mehr, und infolgedessen beginnt sie die darüber liegenden Thallusschichten emporzuwölben (s. Fig. 42, Taf. VI). Es entsteht also ein solches „vergrößertes Korn der Kruste“, wie es Reinke schon beobachtet und richtig als Anfang der Fruchtkörperbildung erkannt hat. Man sieht in der Fig. 40, daß die generativen Hyphen auf diesem Stadium eine Reihe von deutlich hervortretenden Nestern gebildet haben. Ob sie miteinander in Zusammenhang stehen, läßt sich auf diesen frühen Entwicklungsstufen sehr schwer feststellen, weil sich auch die vegetativen Hyphen stark färben und so einzelne verbindende Fäden leicht verdecken können. Da sich aber später, wo die vegetativen Elemente an Färbbarkeit einbüßen, wie ich noch zeigen werde, Verbindungen nachweisen lassen, kann man wohl mit einiger Sicherheit annehmen, daß sie auch jetzt vorhanden sind. Wegen der ziemlich gleichmäßigen Färbbarkeit aller Elemente der Anlage und weil diese immer durch mehrere Schnitte hindurchgehen, lassen sich die Knäuel generativer Hyphen auch noch schwerer von einander trennen, als das bei den ähnlichen Gebilden von Sphyridium der Fall war. Ich kann ihre Zahl deshalb nur annähernd angeben, es mögen auf dem Stadium der Fig. 42 etwa 20—30 sein. Beim weiteren Wachstum werden die Dinge zunächst nur noch verwickelter. Wohl differenzieren sich die generativen Hyphen etwas deutlicher von den vegetativen, aber man sieht an der Fig. 43, daß, wenn

ich von „Knäueln“ gesprochen habe, dieses sehr cum grano salis zu verstehen ist. Während sich an einzelnen Stellen Komplexe von schraubig durcheinander gewundenen Hyphen finden, die die Bezeichnung vollkommen verdienen, tauchen an anderen Punkten einzelne Hyphen auf, die ganz regellos verteilt sind und nicht die geringste Gesetzmäßigkeit erkennen lassen. Trotzdem also der erste Anschein dagegen spricht, halte ich alle diese Gebilde für typische Carpogone, bezw. für Teile von solchen. Für diese Auffassung scheint mir erstens zu sprechen, daß man in dem in Rede stehenden Entwicklungszustande zahlreiche trichogynartige Fäden antrifft (s. Fig. 43). Sie ragen verschieden weit über die Oberfläche der Anlage hinaus und sind gewöhnlich nur kurze Strecken ins Innere zu verfolgen, dann verschwinden sie im Gewirr der vegetativen Hyphen, von denen sie sich hauptsächlich durch die Färbung und weniger durch größeren Durchmesser unterscheiden. Stellenweise kann man sie aber deutlich bis zu einem Carpogon hin verfolgen und andererseits sieht man auch häufig von einem solchen sich Fäden nach dem Rande hinziehen, ohne ihn aber zu erreichen. An diesen Trichogynen habe ich auch sehr häufig zahlreiche Spermatien kleben sehen, dagegen waren die Verhältnisse zu klein, um irgend welche Verbindung zwischen beiden feststellen zu können. Deutlicher als in der Fig. 43 treten alle diese Beobachtungen in der Fig. 44 hervor, wo ein einzelnes Carpogon mit Trichogyne und Spermatien abgebildet wurde. Was nun die Frage anbetrifft, ob alle Carpogone auch eine Trichogyne besitzen, so ist sie nur sehr schwer zu beantworten. Erstens sind ja die Karpogone kaum von einander abzugrenzen, also auch kaum zu zählen und zweitens scheinen die Trichogyne nicht alle gleichzeitig ausgebildet zu werden. Dafür spricht einerseits ihre ungleiche Länge und andererseits der Umstand, daß man auf etwas älteren Stadien als dem in Fig. 43 gezeichneten neben zahlreichen abgestorbenen Trichogynen mit zusammengeballtem dunklen Plasmainhalt noch vereinzelt vollständig frische trifft. Mit einiger Bestimmtheit kann man aber wenigstens sagen, daß mindestens soviel Trichogyne wie Carpogone entstehen, denn auf 15 durch die Anlage der Fig. 43 geführten Schnitten habe ich allein 72 gezählt, und wesentlich mehr Carpogone sind darin wahrscheinlich auch nicht vorhanden. Wenn meine Deutung, daß es sich bei diesen Gebilden um wirkliche Trichogyne handelt, richtig ist, dann müssen natürlich auch von den zahlreichen im Innern der Fruchtanlage liegenden Carpogonen solche ausgehen, und die erwähnten zwischen den Knäueln liegenden einzelnen Hyphen sind vielleicht zum Teil mehr oder weniger quergeschnittene Stücke von diesen. Teilweise werden

es allerdings auch wohl Verbindungsfäden der Carpogone sein. Denn, wie die Teilfigur 45, in der das vegetative Gewebe nicht gezeichnet wurde, es veranschaulicht, lassen die sich auf diesen Stufen deutlich erkennen.

Außer dem Vorhandensein der Trichogyne veranlaßt mich das fernere Schicksal der jungen Frucht die dunklen Hyphenknäuel für Carpogone zu halten. Diese gehen nämlich genau wie bei Sphyridium alle bis auf ganz wenige, die sich zu askogenen Hyphen entwickeln, zugrunde. Zunächst sieht man von diesen Vorgängen allerdings gar nichts. Der noch immer von einem dichten Gonidienmantel umgebene Fruchtkörper wächst weiter heran, die Trichogyne verschwinden und die Carpogone zeigen noch keine Spur von Degeneration, sondern sie sind eher noch klarer differenziert als bisher. Wahrscheinlich hängt das damit zusammen, daß die Trichogyne nicht nur in ihren ins Freie ragenden Teilen, sondern auch soweit sie im Innern der Anlage verlaufen, absterben und so unsichtbar werden. Dadurch muß natürlich wenigstens ein Teil der Hyphen, die die scharfe Trennung der Carpogone früher verwischten, verschwinden. Ebenso werden die Verbindungsfäden jetzt blasser, wenn sie auch immer noch deutlich zu verfolgen sind. Auf eine Zeichnung dieses Zustandes glaubte ich, da er nichts wesentlich neues bietet, verzichten zu dürfen.

Interessanter werden die Dinge erst wieder, wenn die ersten Anzeichen des Degenerations- bezw. Auswachsungsprozesses bemerkbar sind. Dies sieht man in der Fig. 46 eingetreten, die einen Ausschnitt aus einer Frucht, nur wenig kleiner als die in Fig. 47 gezeichnete, ohne das vegetative Gewebe, darstellt. Die Carpogone *a*, *b* und *c* befinden sich in drei auf einander folgenden Stadien des Auswachsens, *d* und *e* sind noch vollständig unverändert, *f* zeigt die ersten Spuren der Degeneration, die bei *g* und *h* schon weiter vorgeschritten ist. Zum Verständnis der Figur muß noch hinzugefügt werden, daß die Hauptteile der Carpogone *a* und *f* in den Nebenschnitten liegen, und daß zwischen den Carpogonen die blassen Verbindungsfäden zu sehen sind, die gleichzeitig beweisen, daß es sich bei den Auswachsungsfäden nicht um solche Verbindungen handelt. Dies geht außerdem noch aus einem Vergleich der Nebenschnitte hervor, die zeigen, daß die Sprossungen frei im vegetativen Gewebe endigen. Es treiben also mehrere Carpogone aus ihren Askogonzellen askogene Hyphen. Und zwar nicht höchstens zwei oder drei wie bei Sphyridium, sondern vielleicht die doppelte oder dreifache Zahl. Genau läßt sich das nicht feststellen, da sie sich nicht alle gleichzeitig zu entwickeln scheinen. Man findet

nämlich manchmal im selben Fruchtkörper einzelne, die erst eben anfangen zu sprossen, während andere schon ziemlich weit fortgeschritten sind. Jedenfalls sind es aber auch hier im Vergleich zu der großen Zahl der angelegten Carpogone nur sehr wenige, die sich weiter entwickeln. Dieser Umstand, in Verbindung mit dem, was über die trichogynartigen Bildungen gesagt wurde, macht es mir in hohem Grade glaubhaft, daß wir die dunklen Hyphenknäuel im jungen Fruchtkörper von Icmadophila als typische Carpogone anzusehen haben, über deren weiteres Schicksal das Eintreten oder das Ausbleiben einer Befruchtung durch Spermatien entscheidet. Wenn sie befruchtet sind, entwickeln sie sich weiter, wenn nicht, gehen sie zu grunde. Natürlich können später auch noch von den befruchteten einzelne durch widrige Umstände degenerieren und so an der Schlauchbildung gehindert werden. In der Fig. 47 ist dann ein etwas älteres Stadium dargestellt. Der größte Teil der Frucht ist jetzt frei von Carpogonen, nur oben rechts und unten links liegen noch einige. Sie erscheinen noch ziemlich frisch, aber werden wohl auch später verschwinden, da der Fruchtkörper schon zu weit entwickelt ist, als daß man annehmen könnte, daß jetzt noch weitere Carpogone in die Sprossung einträten. Die askogenen Hyphen stellen dicke, dicht mit Plasma erfüllte und stark färbbare Hyphen dar. Auffällig ist, daß in ihrer Umgebung das vegetative Gewebe, das bisher immer noch einen ziemlich hohen Grad von Färbbarkeit besaß, jetzt ganz blaß und plasmaarm wird. Man hat den Eindruck, als ob alle in ihm enthaltenen Reservestoffe in die askogenen Hyphen gewandert wären. Diese wachsen jetzt, während die unbefruchteten Carpogone allmählich verschwinden, sich locker verzweigend dem Scheitel des Köpfchens zu. Gleichzeitig beginnt dort die erste Anlage der Paraphysen, indem die vegetativen Hyphen senkrecht nach oben strebende Fäden treiben, die die Algen auseinander drängen, wie das Reinke berichtet hat. Auch das spätere Wachstum des Fruchtkörpers und die Ausbreitung des Hymeniums hat er richtig und ausführlich geschildert und in seiner Fig. 39 dargestellt, so daß ich auf eine Wiederholung verzichten kann. Nur in bezug auf die Askusentwicklung muß ich bemerken, daß diese im Gegensatz zu Baeomyces und Sphyridium mit einem sogenannten „Pferdekopf“ beginnt, daß also der Askus aus der vorletzten Zelle der Traghyphe entsteht (s. Fig. 48).

Ich habe schon, als ich von der ersten Vorwölbung der Anlage über die Thallusoberfläche sprach (s. Fig. 42), angedeutet, daß manchmal ein etwas anderer Entwicklungsmodus eingeschlagen wird als der

eben vorgeführte. Ich sagte dort, daß die Vorwölbung dann beginnt, wenn die junge Frucht in dem lockeren Gewebe, in dem sie entsteht, keinen Platz mehr hat. Solange der Thallus sich über eine einigermaßen ebene Fläche hinzieht, wird dieser Zeitpunkt ungefähr immer im gleichen Stadium eintreten. Bei meinem Material war das aber durchaus nicht der Fall, denn ich hatte zur Untersuchung Thalli gewählt, die auf abgestorbenen Moospflanzen saßen und die ich im Zwischenflühtal im Berner Oberland gefunden hatte. Sie hatten den großen Vorteil, daß sich die Moose gut schneiden ließen, während dies an den Exemplaren, die man so häufig auf vermoderten Baumstümpfen findet, wegen der zahlreichen Sandkörner in ihrem Substrat große Schwierigkeiten macht. Da nun die Flechte die Zwischenräume zwischen den einzelnen Moosblättchen nicht vollständig gleichmäßig ausfüllt, sondern sie häufig nur locker überspinnt, so können die Fruchtkörper, wenn sie gerade über einer derartigen Höhlung zur Ausbildung kommen, sehr viel länger in den Thallus eingesenkt bleiben, als das normalerweise möglich ist. So ist z. B. in der Fig. 49 auf Taf. VII ein solcher abgebildet, der sich schon in dem Stadium befindet, wo die Carpogone bereits ihre Trichogyne verloren haben, und dessen Scheitel trotzdem noch mit der Thallusoberfläche fast in einer Ebene liegt. Da diese Bildungen immerhin ziemlich selten sind, habe ich ihren Entwicklungsgang nicht vollständig verfolgen können und kann deshalb nicht sagen, ob etwa die Vorwölbung so lange ausbleiben kann, bis das Hymenium angelegt wird. Ich halte das aber nicht für ausgeschlossen, weil ja das frühere oder spätere Eintreten der Vorstülpung offenbar nur eine Platzfrage ist. Auf die theoretische Bedeutung dieser Beobachtung werde ich in der abschließenden Zusammenfassung noch zu sprechen kommen.

Meine Bemerkung, daß ich an den Trichogynen von Icmadophila häufig Spermatien habe kleben sehen, könnte Verwunderung erregen, da Koerber[1]) ausdrücklich sagt, daß er bei dieser Flechte niemals Spermogonien gefunden habe. Ebenso macht auch Glück[2]) darüber keine Angaben, woraus sich schließen läßt, daß auch in der übrigen Literatur sich solche nicht finden. Tatsächlich kamen aber bei meinem Material Spermogonien sehr reichlich vor, die auch alle in großer Menge Spermatien erzeugten. Ich habe, da dies nicht in den Bereich

1) Koerber, G. W., Systema lichenum Germaniae. Breslau 1855, pag. 151.

2) Glück, H., Vergleichende Morphologie der Flechtenspermogonien. Heidelberg 1899.

meines Themas gehörte, ihre Entwicklungsgeschichte nicht näher studiert, möchte aber doch wenigstens den Öffnungsvorgang eines reifen Spermogons kurz schildern, da er mir zu einem bisher unbekannten Typus zu gehören scheint. Es wird als kugeliger Komplex dicker stark färbbarer Hyphen in der Algenzone angelegt. Diese bekommen bald eine radiäre Anordnung, sie bilden sich zu Sterigmen um. Je mehr diese Umbildung fortschreitet und je stärker die Spermogonanlage heranwächst, desto mehr wölbt sie sich über die Thallusfläche empor, ganz ähnlich wie wir das bei den Fruchtanlagen gesehen haben. Schließlich bilden sie genau solche knopfförmigen Körper wie diese, mit denen sie auch darin übereinstimmen, daß sie von einem dichten Algenmantel umgeben sind. Beide unterscheiden sich nur dadurch, daß die einen viele Carpogone enthalten und die anderen ein Spermogon. Dieses ist jetzt dicht mit Spermatien erfüllt, seine Sterigmen sind aber nicht mehr genau auf das Zentrum der Kugel gerichtet, sondern auf einen mehr oberhalb gelegenen Punkt. Die Folge davon ist, daß die vom Scheitel nach unten wachsenden Sterigmen nur kümmerlich ausgebildet sind und auch gar keine Spermatien zu produzieren scheinen. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß an dieser Stelle durch Absterben der Wandpartien die Öffnung entsteht. Während aber bei den meisten Flechtenspermogonien das kleine so entstandene „ostiolum“ genügen muß, um die Spermatien zu entleeren, wird das hier auf weit rationellere Art erreicht. Das Spermogon behält nämlich, nachdem die Öffnung entstanden ist, nicht die Form einer Hohlkugel, sondern es wird durch Vordrängen der Innenwand nach außen und entsprechendes Auseinanderweichen der Seitenwände zu einer schwach konkaven Schüssel, auf der die Sterigmen fast parallel nebeneinander palissadenartig angeordnet sind (s. Fig. 50). Daß durch diesen Prozeß der Verbreitung der Spermatien in ausgezeichneter Weise Vorschub geleistet wird, ist zu klar, als daß ich darüber noch mehr zu sagen brauchte. Im Anschluß hieran will ich noch erwähnen, daß ich, allerdings sehr selten, höchst eigentümliche Gebilde von der in Fig. 51 abgebildeten Gestalt beobachtet habe. Es sind regelrechte Fruchtanlagen mit deutlichen Carpogonen, aber an einer Stelle liegt eine ebenso deutliche Anlage eines Spermogons. Ich habe diese „Zwitterbildungen“ zu spärlich angetroffen, als daß ich über ihre weitere Entwicklung etwas sicheres mitteilen könnte. Aber auch ohne das scheint mir die Beobachtung nicht unwichtig zu sein, was ich weiter unten noch näher begründen werde.

Allgemeines über Baeomyces, Sphyridium und Icmadophila.

Um die Frage nach dem morphologischen Wert des Cladoniafruchtkörpers ist ja bekanntlich ein jahrzehntelanger heftiger Streit entstanden, der auch heute noch nicht völlig entschieden ist. Ich brauche auf die verschiedenen Kontroversen hier nicht einzugehen, da die Ansichten der einzelnen Autoren teils in Krabbes großer Monographie, teils in Baurs letzter Flechtenarbeit ausführlich dargestellt sind. Nur das zum Verständnis des Folgenden unbedingt Notwendige muß ich wiederholen.

Während sich bei den meisten Flechten ein rein vegetativer Thallus deutlich von den darauf sitzenden Fruchtkörpern unterscheiden läßt, ist dieser Gegensatz bei den Cladonien mehr oder weniger verwischt. Und zwar dadurch, daß scheinbar der vegetative Thallus immer mehr reduziert wird, und dafür der Fruchtkörper eine immer reichere Ausbildung erfährt. Das geht bei den strauchigen Formen soweit, daß scheinbar die ganze Flechte nur aus einem vielfach verästelten Fruchtkörper besteht, der sich mit einem dichten Algenmantel umgeben und so auch die Ernährungsfunktion des Thallus übernommen hat. Es fragt sich nun aber, ob diese merkwürdigen Fruchtkörper auch wirklich morphologisch den Fruchtkörpern anderer Flechten entsprechen. Die älteren Autoren haben das verneint. Sie sagten, die Cladonien besäßen zwei verschiedene Ausbildungen des Thallus, eine horizontale, wie die meisten übrigen Flechten und eine vertikale, den verästelten scheinbaren Fruchtkörper, den sie das Podetium nannten. Später ist dann Krabbe auf grund sehr eingehender vergleichender Untersuchungen zu der anderen Auffassung gekommen. Er hielt es nach seinen Ergebnissen für erwiesen, daß auch die kompliziertesten Cladoniapodetien homolog den Apothecien anderer Flechten seien. Darauf hat die Frage, wenigstens was ihre experimentelle Bearbeitung anbelangt, lange Zeit geruht, bis sie durch die Beobachtungen Baurs[1]) an Cladonia pyxidata wieder erneutes Interesse bekam. Er hat nachgewiesen, daß hier das Podetium rein thallöser Natur ist, und daß erst an diesem sich die Apothecien aus typischen Carpogonen entwickeln. Er kommt deshalb zu dem Schlusse, daß die Krabbesche Auffassung, das ganze Cladoniapodetium sei als ein einziger Fruchtkörper anzusehen, unhaltbar ist. Nach ihm ist Gertrud Wolff[2]) für Cladonia gracilis, degenerans und

1) Baur, E., Untersuchungen etc. Bot. Ztg. 1904, pag. 20.

2) Wolff, G. P., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. Flora 1905, Ergänzungsband, pag. 44.

furcata zu denselben Resultaten gekommen. Beide Autoren mußten aber die Frage offen lassen, ob nicht vielleicht wenigstens phylogenetisch das Cladoniapodetium einem Fruchtkörper entspräche. Mit anderen Worten, es blieb die Möglichkeit, daß das Podetium sich allmählich durch die Streckung des sogenannten excipulum proprium einer ursprünglich sitzenden Frucht — also des schüsselförmigen Gebildes, das beim typischen Apothecium dem Thallus direkt aufliegt und das Hymenium in sich birgt — herausgebildet habe. Hier sollten meine Beobachtungen einsetzen und zu zeigen versuchen, ob etwa bei dieser oder jener Flechte Hinweise auf eine derartige Entwicklung aufzufinden sind. Baeomyces, Sphyridium und Icmadophilia schienen mir dafür geeignete Objekte zu sein, weil sie fast allgemein an den Anfang der Cladonienreihe gestellt werden und man unter diesen noch am ehesten Vertreter eines phylogenetisch älteren Typus anzutreffen hoffen durfte. Ich bin absichtlich bei der Schilderung der einzelnen Formen auf diese Fragen nicht eingegangen, um jetzt am Schlusse alles im Zusammenhange besprechen zu können.

Es dürfte zweckmäßig sein, die wichtigsten hierauf bezüglichen Resultate noch einmal kurz nebeneinander zu stellen. Wir sahen, daß bei Baeomyces die Anlage der Frucht ganz tief in der Markschicht entsteht, daß sie sich sehr bald — noch innerhalb des Thallus — in Paraphysen und askogene Hyphen differenziert, ohne vorher Carpogone zu bilden. Bei Sphyridium dagegen wird durch Sprossungen der äußersten Rinden- und Gonidienschichten ein rein thallöses Köpfchen gebildet und erst, wenn dieses eine gewisse Größe erreicht hat, entstehen generative Hyphen, die zu reduzierten Carpogonen auswachsen, und von denen sich nur einige weiter entwickeln, während gleichzeitig die ersten Paraphysen entstehen. Bei Icmadophila endlich sind die ersten Stadien ganz ähnlich wie bei Baeomyces, aber die generativen Hyphen sprossen zu typischen Carpogonen aus, von denen wie bei Sphyridium nur einzelne zu askogenen Hyphen werden. Auch hier beginnt genau wie dort erst jetzt die Paraphysenbildung. Danach ist es zunächst deutlich, daß der Hymeniumträger von Baeomyces nichts weiter ist, als der verlängerte untere Teil der Frucht selbst. Ebenso klar ist es andererseits, daß Sphyridium ein, wenn auch sehr kleines, Podetium besitzt. Komplizierter liegen dagegen die Verhältnisse für Icmadophila, weil diese offenbar eine Mittelstellung zwischen den beiden anderen Typen einnimmt. Man könnte sagen, der Hymeniumträger von Icmadophila ist ein Podetium, denn es wird, wie bei Sphyridium erst ein sekundärer Sproß gebildet und auf diesem entstehen die Carpogone.

Zu der Auffassung ist auch Reinke gekommen, allerdings nicht durch die Beobachtung der Carpogone, sondern weil er ein von Algen umhülltes Thalluskorn sich emporwölben sah, an dessen Spitze dann das Hymenium angelegt wurde. Im Widerspruch mit dieser Deutung scheint nun die Tatsache zu stehen, daß wir bei Icmadophila die Anfänge der generativen Hyphen, wie bei Baeomyces, schon konstatieren können, wenn die Anlage noch tief im Thallus steckt. Aber man darf nicht vergessen, daß die generativen Hyphen in der jungen Anlage von Baeomyces offenbar denen von Icmadophila nicht gleichwertig sind. Wir mußten ja annehmen, daß bei dem apogamen Baeomyces ein nicht mehr als Sexualorgan funktionierendes Askogon an die Stelle eines ehemaligen Carpogons getreten ist, das seinen Platz in der noch tief im Thallus steckenden Fruchtanlage hatte. Die Hyphen, die sich aus diesem Askogon entwickeln, können wir also nur mit den Hyphen, die aus den Carpogonen von Icmadophila entstehen, in Parallele stellen. Die dunklen Hyphen dagegen, die der Carpogonbildung bei Icmadophila vorangehen, haben kein Homologon bei Baeomyces. Man kann sie höchstens vergleichen mit den Primordialhyphen der Carpogone bei Usnea, die ja auch schon eine Zeitlang vor der Carpogonbildung vorhanden sind, und aus denen ebenfalls durch Sprossung die Carpogone entstehen. Ein weiterer Einwand gegen die Podetiumnatur der Icmadophilafruchtträger scheint in der Tatsache zu liegen, daß diese nicht selten samt ihren Carpogonen in den Thallus eingesenkt liegen. Aber auch hier kann es bei näherer Betrachtung nicht zweifelhaft sein, daß man einen Sproß zweiter Ordnung vor sich hat. Das Entscheidende ist hier wie bei Sphyridium, daß in diesem Gebilde eine größere Anzahl potentieller Früchte entstehen. Daß der Sproß manchmal nicht äußerlich als solcher hervortritt, kommt erst in zweiter Linie in Betracht, wird doch z. B. niemand daran zweifeln, daß die eingesenkten Knospen von Robinia zum Sproß $n +$ erster und nicht zu dem n ter Ordnung gehören. Eine wichtige Stütze der hier vorgetragenen Ansicht scheint mir endlich in dem Vorkommen von Podetien, die gleichzeitig Carpogone und Spermogonien tragen, zu liegen. Krabbe hat allerdings seiner Theorie, daß das ganze Cladoniapodetium homolog einer Frucht etwa von Parmelia sei, zuliebe solche Gebilde, die sich bei den Cladonien sehr häufig finden, „heterospore Fruchtkörper“ genannt, also Früchte, die zugleich Schlauchfasern und Konidien, wie er sagt, produzieren [1]).

1) Krabbe, G., Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia. Leipzig 1891, pag. 104.

Demgegenüber hat schon Reinke[1]) darauf hingewiesen, daß das „sehr auffallende, einzig dastehende Gebilde wären", und daß die andere Auffassung „entschieden den Vorzug größerer Natürlichkeit und Einfachheit" besäße.

Ich komme nun zu der Frage, ob sich diese Ergebnisse für die Phylogenie der Cladonien verwerten lassen. Es könnte verlockend erscheinen zu sagen, ja Baeomyces, Icmadophila und Sphyridium stellen drei Stufen der Podetiumbildung dar: die erste besitzt ein deutliches verlängertes excipulum proprium, die zweite ein Mittelding zwischen einem solchen und einem Podetium und die dritte ein typisches Podetium. Bei näherer Überlegung liegen die Dinge aber nicht ganz so einfach. Zwar erscheint es wohl möglich, daß sich Baeomyces-ähnliche Formen, aber mit noch funktionierenden Carpogonen, zu Flechten vom Icmadophilatyp entwickeln können. Auch ist es vielleicht denkbar, daß aus einer Icmadophila ein Sphyridium wird. Aber der wesentliche Unterschied in der Askusentwicklung zwischen Baeomyces und Icmadophila läßt den Wert derartiger Kombinationen wieder sehr zweifelhaft erscheinen. Noch schwieriger ist es, von den genannten Formen die eigentlichen Cladonien abzuleiten. Denn soweit wir bisher wissen, werden bei diesen die Carpogone ganz getrennt angelegt und stehen niemals mit einander in Zusammenhang, wie das für Icmadophila ganz sicher, für Sphyridium im höchsten Grade wahrscheinlich ist. Ich glaube deshalb, daß wir keine der drei Formen als die direkten, auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen gebliebenen Vorläufer der Cladonien anzusehen haben. Wenigstens der Cladonien, die wie Cl. pyxidata reich ausgestaltete Podetien besitzen, an deren letzten Verzweigungen dann die Karpogone einzeln angelegt werden. Vertreter dieser Gruppe allein sind bisher von Baur und Wolff untersucht worden. Nun unterscheidet aber Krabbe von diesen andere, die nur kleine unscheinbare Hymeniumträger haben, bei denen, z. B. bei Cl. alcicornis, die generativen Hyphen oft schon differenziert werden, wenn die Anlage noch ganz im Thallus steckt. An der Richtigkeit dieser Krabbeschen Beobachtung an und für sich ist wohl nicht zu zweifeln, denn bei allen Nachprüfungen seiner Angaben hat sich noch immer ergeben, daß er das, was er mit seinen Mitteln sehen konnte, auch tatsächlich richtig gesehen hat. Und wenn er bei der Deutung seiner Ergebnisse irrte, so lag das nicht an mangelhafter Untersuchung, sondern an einem einseitigen Vorurteil, in dem

---

1) Reinke, J., Abhandlungen über Flechten I. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXVI, pag. 25.

er von Anfang an befangen war. Eine solche falsche Deutung scheint mir nun auch bei seinen Vorstellungen von dem Zusammenhang der beiden großen Gruppen der Cladonien eine Rolle zu spielen. Er sagt nämlich[1]): „Was nun die phylogenetische Beziehung dieser beiden Klassen von Fruchtkörpern betrifft, so halte ich es für eine sicher gestellte Tatsache, daß die Fruchtkörper mit späterer Differenzierung und reicher äußerer Gliederung sich nach und nach aus einfach gestalteten, gleich bei der Anlage sich differenzierenden Formen herausgebildet haben". Wenn dies wirklich so wäre, so müßten meines Erachtens auch bei den kompliziertesten Podetien der verzweigten Cladonienformen

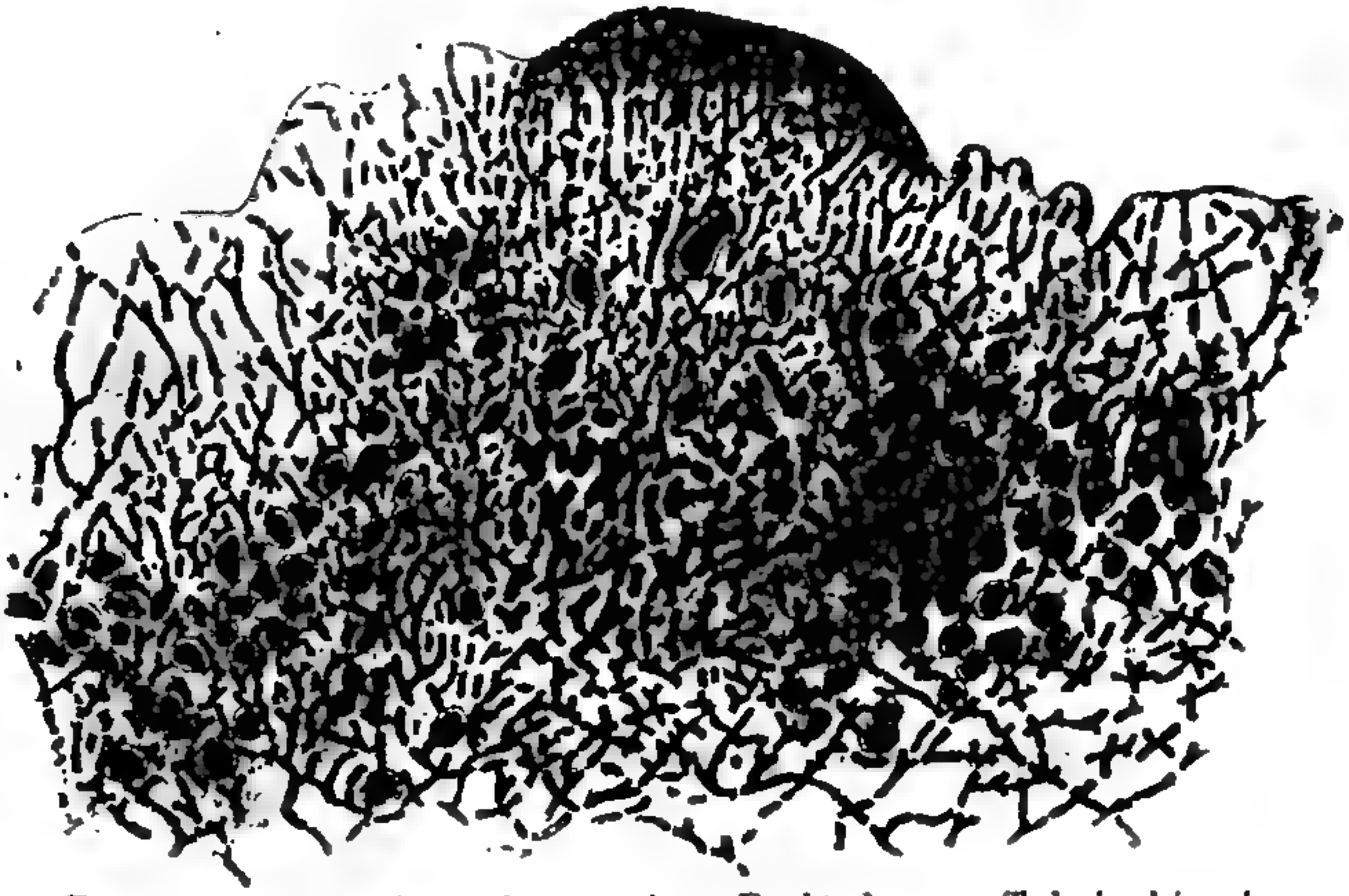


Fig. 3. Längsschnitt durch eine ganz junge Fruchtanlage von Cladonia alcicornis. Nach Krabbe.

alle Karpogone von einer bestimmten Stelle her sich entwickeln und alle müßten in genetischem Zusammenhang stehen, wie das bei Sphyridium und Icmadophila tatsächlich der Fall ist. Denn nur dann wäre es verständlich, wie sich die zahlreichen Karpogone aus einer einzigen Fruchtanlage allmählich entwickeln konnten. Ich glaube deshalb, daß zwischen der pyxidata- und der alcicornis-Gruppe ebensowenig nahe verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, wie zwischen der ersteren und den von mir untersuchten Formen. Dagegen scheint es mir sehr

1) Krabbe, G., Cladonia, pag. 133.

viel denkbarer, daß die alcicornis-Gruppe mit den Sphyridium, Baeomyces und Icmadophila in ziemlich engem Zusammenhang steht. Es müßten aber zunächst die alcicornis-Formen noch einmal gründlich untersucht werden und außerdem viele von den Baeomyces usw. äußerlich ähnlichen Flechten, ehe sich hierüber etwas positives vorbringen läßt. Doch scheint es mir im Anschluß hieran wenigstens nützlich, auf die große Ähnlichkeit der Anfangsstadien der Früchte von Cladonia alcicornis (s. Textfigur 3) und von Baeomyces (s. Taf. III Fig. 17) hinzuweisen.

Wichtigste Ergebnisse.

1. Bei Usnea werden in einem Hohlraume der Rinde mehrere Carpogone mit Trichogynen angelegt. Alle bis auf eine gehen zugrunde, und diese bildet aus ihren Askogonzellen oder wenigstens aus solchen, die sich weder durch Färbung noch durch Gestalt von den eigentlich askuserzeugenden unterscheiden, das Subhymenium. Das Hypothecium ist ein rein vegetatives Erzeugnis der Rinde. Spermogonien sind zahlreich vorhanden. Die Asci entstehen aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.
2. Baeomyces ist höchstwahrscheinlich apogam. Carpogone mit Trichogynen waren nicht aufzufinden. Trotzdem ist auch hier askogenes und paraphysogenes Gewebe schon von ganz jungen Stadien der Fruchtkörperbildung an streng getrennt. Spermogonien sind außerordentlich selten. Die Asci entstehen aus der letzten Zelle der Traghyphe.
3. Bei Sphyridium und Icmadophila werden zahlreiche Carpogone angelegt, die bei Icmadophila typische Trichogyne tragen, während diese bei Sphyridium mehr oder weniger reduziert zu sein scheinen. Bei beiden entwickeln sich nur ganz wenige von den Carpogonen zu askogenen Hyphen weiter. Spermogonien sind bei Sphyridium selten, bei Icmadophila zahlreich und durch einen eigentümlichen Öffnungsvorgang ausgezeichnet. Die Asci entstehen bei Sphyridium aus der letzten, bei Icmadophila aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.
4. Bei Baeomyces stellt der Stiel des Fruchtkörpers ein verlängertes excipulum proprium dar, bei Icmadophila ein Mittelding zwischen einem solchen und einem Podetium und bei Sphyridium ein kleines, aber typisches Podetium.

Figurenerklärung.

Die Figuren wurden in ihren gröberen Verhältnissen und soweit möglich auch in den Einzelheiten mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen. — Es wurden Zeißsche Apochromat-Objektive und Kompensationsokulare verwendet.

Fig. 1—16. Usnea barbata.

Fig. 1 Taf. I. Schnitt durch die Rinde mit den Primordialhyphen der Carpogone. 700.

Fig. 2 u. 3 Taf. I. Auftreten des Hohlraums, an dessen Wandung die Carpogene ausgebildet werden. 700.

Fig. 4 Taf. I. Schnitt durch die Wandung des Hohlraums mit mehreren Trichogyne treibenden Carpogonen. 700.

Fig. 5 Taf. I. Einzelnes Carpogon mit über die Oberfläche ragender Trichogyne. 1100.

Fig. 6 Taf. I. Ein Carpogon beginnt auszuwachsen, daneben ein degeneriertes. 700.

Fig. 7 u. 8 Taf. I. Weitere Stadien des Auswachsens, nur der Hohlraum gezeichnet. 700.

Fig. 9 Taf. I. Bildung des Subhymeniums. 350.

Fig. 10 Taf. I. Anormaler Hohlraum ohne Carpogone und Subhymenium. 350.

Fig. 11 u. 12 Taf. II. Beginn der Paraphysenbildung und Aufbrechen der Frucht. 350.

Fig. 13 u. 14 Taf. II. Weitere Ausbildung der Paraphysen, in 14 Flächenausbreitung der askogenen Hyphen. 175.

Fig. 15 Taf. II. Flächenschnitt durch ein Apothecium vom Stadium der Fig. 14, die Ausbreitung der askogenen Hyphen zeigend. 350.

Fig. 16 Taf. II. Schnitt durch ein reifes Apothecium, die Askusentwicklung zeigend. 875.

Fig. 17—24. Baeomyces roseus.

Fig. 17 Taf. III u. 18 Taf. II. Ausbildung des vegetativen Knäuels mit den Anfängen der generativen Hyphen. In Fig. 18 der umgebende Thallus fortgelassen. 700.

Fig. 19 Taf. III. Entstehung der Paraphysen und Durchbrechung des Thallus. 350.

Fig. 20 Taf. III. Die Anlage wölbt sich über die Thallusfläche hinaus. Oben Verzweigung der askogenen Hyphen. Im Grunde Reste von solchen, die abgestorben sind. 250.

Fig. 21 Taf. III. Entstehung der ersten Asci. 250.

Fig. 22 u. 23 Taf. III. Weitere Stadien des reifen Fruchtkörpers. 85.

Fig. 24 Taf. III. Askusentwicklung nach einem Quetschpräparat. 700.

Fig. 25—38. Sphyridium byssoides.

Fig. 25 Taf. III u. 26 Taf. IV. Entstehung des vegetativen Podetiums. 700.

Fig. 27 Taf. IV. Auftreten der generativen Hyphen. 350.

Fig. 28 Taf. IV. Ausbildung der Carpogone. 350.

Fig. 29 Taf. IV. Carpogonausbildung fertig. 175.

Fig. 30 Taf. IV. Einzelnes Carpogon. 700.

Fig. 31 Taf. V. Ein auswachsendes und mehrere degenerierende Carpogone. 350.
Fig. 32 Taf. V. Ein auswachsendes und ein degenerierendes Carpogon, stärker vergrößert. 700.
Fig. 33 u. 34 Taf. IV. Askusentwicklung nach Quetschpräparaten. 700.
Fig. 35—37 Taf. V. Verzweigungsstadien. Fig. 35 u. 36 Vergr. 80, Fig. 37 Vergr. 40.
Fig. 38 Taf. V. Ein Podetium vom „carneum"-Typ. 80.

Fig. 30—51. Icmadophila aeriginosa.

Fig. 39—41 Taf. V. Entwicklung des vegetativen Knäuels und Auftreten der generativen Hyphen. 700.
Fig. 42 Taf. VI. Ausbildung der Carpogone und Vorwölbung über den Thallus. 350.
Fig. 43 Taf. VI. Auftreten der Trichogyne. 250.
Fig. 44 Taf. VI. Einzelnes Carpogon mit Trichogyne und Spermatien. 700.
Fig. 45 Taf. VI. Mehrere Carpogone mit ihren Verbindungsfäden. 700.
Fig. 46 Taf. VI. Mehrere, teils auswachsende, teils degenerierende Carpogone. Erklärung im Text. Bei Fig. 45 u. 46 wurde das vegetative Gewebe nicht gezeichnet. 700.
Fig. 47 Taf. VI. Podetium mit askogenen Hyphen. 250.
Fig. 48 Taf. VI. Askusentwicklung. 875.
Fig. 49 Taf. VII. Eingesenktes Podetium. 175.
Fig. 50 Taf. VII. Reifes Spermogon. 175.
Fig. 51 Taf. VII. Podetium mit Carpogonen und Spermogon. 175.

Neue Versuche über die Wirkungen der Außenwelt auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen.

Von **Hans Freund** (Halle a. d. Saale).

Die Fortpflanzung der Algen kann auf verschiedene Weise vor sich gehen. Wenn wir mit Klebs die rein vegetative Vermehrung, wie sie durch Teilung einzelliger oder Spaltung und Zerfall mehrzelliger Organismen erreicht wird, nicht als Fortpflanzung im engeren Sinne des Wortes, sondern als Wachstum auffassen, so haben wir bei den Algen verschiedene Möglichkeiten der Fortpflanzug vor uns. Eine relativ einfache Art der Vermehrung liegt dann vor, wenn sich der plasmatische Inhalt einer Zelle innerhalb der alten Mutterzellwand mit einer neuen Haut umgibt und wenn die so entstandene neue Zelle später unter günstigen Bedingungen wieder keimt und zu einer neuen Alge auswächst. Oder der Inhalt einer Zelle wandelt sich in einen oder mehrere nackte Plasmaballen um, die anfangs sich frei bewegen und später nach Umhäutung zu neuen Individuen heranwachsen, Beidemal haben wir es mit Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu tun. Im ersten Fall nennen wir die unbeweglichen Fortpflanzungszellen Akineten oder Aplanosporen, im zweiten Fall sprechen wir von beweglichen Zoosporen. Daneben finden wir bei den Algen auch Arten der Vermehrung, die durch sexuelle Vorgänge eingeleitet werden. Es vereinigen sich hierbei die Plasmaanteile von zwei selbständigen Zellen zu einem einheitlichen Gebilde, das meist erst nach längerer Ruheperiode weiteres Wachstum erfährt und zu einem neuen Individuum sich heranbildet. Je nachdem die beiden Zellen, die miteinander verschmelzen, einander gleich oder ungleich sind, nennen wir die Produkte der geschlechtlichen Fortpflanzung Zygo- oder Oosporen. Sehr häufig ist der Fall, daß ein und derselben Algenspezies mehrere Modi der Fortpflanzung zur Verfügung stehen.

Die Fortpflanzung durch Zoosporen ist in jeder Beziehung vom entwicklungsgeschichtlichen und morphologischen Standpunkte aus betrachtet einfacher als die geschlechtliche Vermehrung. Bei Vaucheria z. B. sehen wir, wie am Ende des schlauchförmigen Thallus durch eine Querwand eine zylindrische Zelle abgeteilt wird und der Inhalt sich in eine einzige große schwärmende Spore umwandelt, die ringsum mit vielen Zilien besetzt ist. Bei Ulothrix geht der Zoosporenbildung erst eine Vierteilung des Zellinhaltes voraus. Den Fall, daß in einer Zelle sehr

viele Zoosporen entstehen, haben wir bei Botrydium granulatum. Durch Platzen der alten Zellhaut werden die Zoosporen frei. Sie schwärmen aus und können nun alsbald keimen und zu neuen Individuen heranwachsen.

Die Fähigkeit Zoosporen zu bilden ist bei den Algen weit verbreitet. Eine besonders große Rolle spielt sie im Leben fast aller Chlorophyzeen, die zum großen Teil der Flora unserer süßen Gewässer angehören.

Unsere Kenntnisse von der Zoosporenbildung beschränkten sich lange Zeit, wie unser Wissen von der Fortpflanzung überhaupt, nur auf die Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Die ersten sicheren Aufklärungen über die Physiologie der Zoosporenbildung verdanken wir Klebs, der seine Studien über die Physiologie der Fortpflanzung der Gewächse mit Untersuchungen von Süßwasseralgen begann. An Hydrodictyon utriculatum wies dieser Autor (1890) zuerst experimentell nach, daß die Fortpflanzung nicht als das Endresultat einer inneren Entwicklung aufzufassen ist, sondern daß die Entscheidung für ihren Eintritt vielmehr in der Außenwelt liegt. Später dehnte Klebs (1896) seine Untersuchungen auf eine größere Anzahl von Algen und auf einige Pilze aus, die seine Auffassungen des weiteren bestätigten.

Die Resultate[1]), die Klebs durch seine Experimente gewonnen hat, lehren, daß die Algen zur Zoosporenbildung schreiten, wenn sie

---

1) Seine Resultate über die Physiologie der Fortpflanzung niederer Pflanzen faßte Klebs 1904 im Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, in seiner Arbeit über „Probleme der Entwicklung III“ unter allgemeinen Gesichtspunkten zusammen.

Eine Zusammenstellung der Ergebnisse, die sich speziell auf die Fortpflanzung der Algen beziehen, gab Oltmanns in „Morphologie und Biologie der Algen“, Bd. II, Jena 1905.

Neue Arbeiten, in denen Beobachtungen über die Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen mitgeteilt werden, sind:

Livingston, B. E., On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae. Botan. Gazette, Vol. XXX, 1900, pag. 289—317.

Livingston, B. E., Further notes on the physiology of polymorphism in green algae. Botan. Gazette, Vol. XXXII, 1901, pag. 292—302.

In beiden Arbeiten finden sich Angaben über die Zoosporenbildung von Stigeoclonium (tenue?).

Ernst, A., Zur Morphologie und Physiologie der Fortpflanzungszellen der Gattung Vaucheria D. C. Beih. z. botan. Zentralbl., Bd. XVI, 1904. Beobachtungen über die Bedingungen der Sporenbildung von Vaucheria piloboloides Thur.

Franck, Theod., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Botan. Ztg. 1904.

Pascher (Archiv f. Hydrobiologie und Planktonkunde, I, 1906, pag. 433—38) beobachtete bei Stigeoclonium nudiusculum (Draparnaldia nudiuscula Kuetz) die

durch Änderungen in ihren Lebensverhältnissen dazu veranlaßt werden. Bei Vaucheria clavata z. B., die in rasch fließenden Gewässern in Form von Watten oder kurzen Polstern wächst, wandeln sich die Enden der Fäden in Zoosporen um, wenn die Alge plötzlich in ruhig stehendes Wasser gebracht wird. Verdunkelung hat den gleichen Effekt bei dieser Alge. Vaucheria clavata ist nur ein Beispiel von vielen. Von Botrydium granulatum, um noch ein anderes zu nennen, ist bekannt, daß das in die Luft ragende Köpfchen der Alge in eine Unzahl Zoosporen zerfällt, wenn es mit Wasser benetzt wird.

Soweit die Erfahrungen, die bisher gesammelt wurden, schließen lassen, wird die Zoosporenbildung von Änderungen in den allgemeinen Lebensbedingungen, unter denen sich das Leben der Alge überhaupt abspielt, veranlaßt. Spezifische Mittel kommen dafür nicht in Betracht. Mit den direkten Wirkungen von Veränderungen in den äußeren Lebensverhältnissen ist der Einfluß der Außenwelt auf die Zoosporenbildung nicht erschöpft. Solche Änderungen sind nur die „speziellen äußeren Bedingungen“ oder Veranlassungen für den Eintritt des Prozesses, sie selbst sind aber wieder abhängig von den „allgemeinen Bedingungen“ der Außenwelt, unter denen sie realisiert werden. Spezielle äußere Bedingungen, welche die Zoosporenbildung veranlassen, wenn sie unter gewissen allgemeinen Bedingungen zur Anwendung kommen, können unwirksam sein, wenn die Kombination der allgemeinen Bedingungen eine andere ist. Wir wissen von Vaucheria repens (Klebs 1896, pag. 13 u. 14), daß sie Zoosporen bildet, wenn die in Wasser oder Nährlösung kultivierte Alge verdunkelt wird. Entzieht man dagegen der auf feuchtem Boden wachsenden Vaucheria das Licht, so wird sie keine Zoosporen bilden. Der äußere Reiz, den die Dunkelheit ausübt, kommt nur dann zur Wirkung, wenn die allgemeine Bedingung vorhanden ist, daß die Fäden der Alge von Flüssigkeit umgeben sind.

Bedenkt man schließlich, daß der innere Zustand der Algen bei der Zoosporenbildung eine der wesentlichsten Rollen naturgemäß mit spielen muß, daß dieser Zustand aber durch die allgemeinen Wachstumsbedingungen, unter denen die Alge vorher gelebt hat, bestimmt wird, so

---

Bildung von Makro- und Mikrosporen, als die Alge aus fließendem in stehendes Wasser übergeführt wurde.

Freund, H., Über die Gametenbildung bei Bryopsis. Beih. zum botan. Zentralbl., Bd. XXI, Abt. I, 1907, pag. 55—59.

Die einschlägige Literatur ist bei Klebs und Oltmanns ausführlich angegeben.

wird klar, daß indirekt die Zoosporenbildung auch durch die allgemeinen vorhergehenden Lebensbedingungen beeinflußt wird.

Die äußeren Mittel, durch die sich die Zoosporenbildung erzielen läßt, sind nicht bei allen Algen die gleichen. Sie variieren je nach der Art, ja sogar wie die Beispiele von Vaucheria, Oedogonium und Hormidium zeigen, je nach der Spezies. Bei einer ganzen Reihe von Algen sind uns die äußeren Bedingungen der Zoosporenbildung bereits bekannt. In dieser Hinsicht können wir wohl folgende Angaben als gesichert betrachten.

Relativ wenig kommen Änderungen in der Temperatur in Betracht. Verminderung der Temperatur bewirkt Zoosporenbildung bei Bumilleria sicula. Bei Vaucheria repens regt längerer Aufenthalt in niederer Temperatur ebenfalls den Prozeß an. Dafür, daß in einer Temperaturerhöhung ein äußerer Reiz für die Zoosporenbildung besteht, ist nur Oedogonium diplandrum als Beispiel bekannt.

Als viel bedeutungsvoller haben sich Änderungen in der Lichtintensität erwiesen. Es ist keine seltene Erscheinung, daß eine Verminderung der Lichtintensität zur Zoosporenbildung den Anlaß gibt. So ließen sich bei Vaucheria repens, V. clavata, Oedogonium capillare, Hormidium flaccidum und Conferva minor durch einfache Verdunkelung ohne Wechsel des Mediums Zoosporen erzielen. Dem gegenüber steht der Fall, daß der Prozeß durch eine Steigerung der Lichtintensität hervorgerufen wurde, noch vereinzelt da. Nur bei Hydrodictyon utriculatum konnte Klebs Zoosporen beobachten, als alte Wasserkulturen, die verdunkelt gewesen waren, ans Licht gestellt wurden.

Mit großer Wahrscheinlichkeit, wenn auch weniger klar, ist der Einfluß des Sauerstoffgehaltes der Umgebung festgestellt. Die Meinung, daß eine bloße Zuführung von Sauerstoff Zoosporenbildung veranlassen könne, wie sie Walz (1868) äußerte, ist für Vaucheria repens und clavata von Klebs (1896, pag. 73) durch methodische Versuche endgültig widerlegt worden. Durch einfache Erhöhung des Sauerstoffgehaltes im umgebenden Medium werden, soweit unsere jetzigen Kenntnisse urteilen lassen, keine Algen zur Zoosporenbildung angeregt. Ist es andererseits auch nicht gelungen, durch einen einfachen Sauerstoffentzug dies zu erreichen — Klebs stellte Versuche mit Vaucheria und Hydrodictyon an — so läßt sich doch die Tatsache, daß viele Algen (Vaucheria repens, V. clavata, Hydrodictyon, Oedogonium diplandrum, Stigeoclonium tenue, Draparnaldia, Ulothrix zonata, Hydrurus) sich durch Überführung aus fließendem in stehendes Wasser zur Bildung der Zoosporen bringen lassen, am wahrscheinlichsten dahin deuten, daß die Ver-

minderung des Sauerstoffgehaltes der Umgebung in diesen Fällen der wirksame Faktor ist.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß wir es auch dann mit der Wirkung einer Sauerstoffverminderung zu tun haben, wenn in feuchter Luft lebende Algen, wie Botrydium und Vaucheria, bei Benetzung mit Wasser Zoosporen bilden. Natürlich kommen in diesem Falle noch viele andere Umstände in Betracht, Wasseraufnahme der Zellen etc., deren reinliche Scheidung bisher nicht möglich war.

Für manche Algen werden die äußeren Bedingungen der Zoosporenbildung dadurch verwirklicht, daß bestimmte organische Stoffe dem Medium zugesetzt werden. Bei Oedogonium capillare ist vor allem Rohrzucker wirksam. Besonders auffallend ist die chemische Wirkung Zucker liefernder Substanzen, wie Inulin, Amygdalin, Aesculin, Salicin, Maltose, Raffinose etc., die bei gleichzeitiger Mitwirkung von Dunkelheit bei Conferva minor den Eintritt der Zoosporenbildung veranlassen.

Endlich sei die Bedeutung der anorganischen Nährsalze für die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen hervorgehoben. Änderungen im Gehalt des Mediums an anorganischen Salzen gehören bei einer Reihe von Algen zu den sichersten Mitteln, um Zoosporen zu erzielen. So bilden Vaucheria repens, Hydrodictyon, Hormidium flaccidum und Bumilleria leicht Zoosporen, wenn ihnen nach längerer Kultur in Knopscher Nährlösung die anorganischen Salze entzogen werden. Weniger häufig wurde beobachtet, daß eine Steigerung des Nährsalzgehaltes zum gleichen Ziele führt. Hier ist eigentlich nur Vaucheria clavata zu nennen. Unter Umständen gehört auch Oedogonium capillare hierher, wenn es sich nämlich um die Zoosporenbildung von Fäden handelt, deren Zellen reich an Reservestoffen sind.

Meine eigenen Untersuchungen beschäftigen sich mit einigen Fragen, die durch die Erfahrungen von dem Einfluß eines Wechsels im Gehalt der Umgebung von Nährsalzen für die Fortpflanzung durch Zoosporen aufgerollt worden sind. In den ersten Experimenten, die Klebs zum Studium der Bedeutung der anorganischen Nährsalze für die Zoosporenbildung anstellte, war die Veränderung des Salzgehaltes begleitet von einem Wechsel im osmotischen Druck des Außenmediums. Wurden die Nährsalze den Algen dadurch entzogen, daß die Pflanzen aus anorganischen Nährlösungen in Wasser oder in Lösungen geringerer Konzentration übergeführt wurden, so trat gleichzeitig mit der Nahrungsverminderung eine Erniedrigung des Außendruckes ein und andrerseits wurde mit dem Gehalt an Nährsalzen auch der osmotische Druck des Mediums gesteigert, wenn die Algen aus Wasser in Nährlösung über-

tragen wurden. Infolgedessen konnte aus diesen Versuchen noch nicht in eindeutiger Weise hervorgehen, ob die anorganischen Salze als chemische Stoffe, die für die Ernährung der Algen wichtig sind, von Bedeutung für die Zoosporenbildung sind, oder ob die physikalisshen Eigenschaften der Salze bei der Fortpflanzung der Algen die ausschlaggebende Rolle spielen. Es war die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß bei den Experimenten die äußere Veranlassung für den Eintritt der Zoosporenbildung in dem Wechsel des osmotischen Druckes der umgebenden Flüssigkeit lag oder daß unbedingt das Zusammenwirken beider Faktoren, die bei dieser Versuchsanstellung realisiert wurden: der Veränderung des osmotischen Außendruckes und der Veränderung des anorganischen Nahrungsgehaltes, erforderlich war, um die Algen zur Zoosporenbildung anzuregen.

In der Tat ließ sich bei Vaucheria repens (Klebs 1896, pag. 61) zeigen, daß auch dann Zoosporenbildung, allerdings nur in sehr geringem Maße, eintrat, wenn die Alge aus Salzlösungen von jedenfalls nur unbedeutendem Nährwert, wie Kochsalzlösung, in Wasser übergeführt wurde. Auch die weitere Tatsache, daß Vaucheria repens beim Übergang aus 0,5 %iger in 0,2 %ige Knopsche Nährlösung Zoosporen bildet, führt Klebs (1904, pag. 458) als Stütze für die Vermutung an, daß eine einfache Verminderung des osmotischen Außendruckes genügen kann, um unter Umständen Zoosporenbildung zu veranlassen.

Sprechen demnach einige, wenn auch wenige und vielleicht nicht ganz eindeutige Tatsachen dafür, daß wenigstens Vaucheria auf eine Verminderung des osmotischen Außendruckes durch Zoosporenbildung reagieren kann, so geht aus zahlreichen anderen Versuchen zweifellos hervor, daß die Zoosporenbildung auch dann erfolgt, wenn die anorganischen Salze entzogen werden, ohne daß gleichzeitig der osmotische Druck vermindert wird. Vaucheria und Hydrodictyon können nach Klebs (1904, p. 458) Zoosporen entwickeln, wenn sie aus Nährlösung in eine Zuckerlösung von sogar höherem osmotischen Druck, als wie ihn die Nährlösung ausübte, übergeführt werden. In diesen Fällen wäre es denkbar, daß nicht die Entziehung der Nährsalze, sondern die Erhöhung des osmotischen Außendruckes der für den Eintritt der Zoosporenbildung ausschlaggebende Faktor gewesen war. Die bisherigen Erfahrungen stützen diese Vermutung allerdings nicht. Es ist nicht bekannt, daß nach der Übertragung aus gering konzentrierten Nährlösungen in Lösungen stärkerer Konzentration Algen Zoosporen zu bilden imstande sind, ohne daß andere Einflüsse im Spiele sind.

Zu erwähnen sind hier ferner die Ergebnisse von Franck (1904). Dieser Autor untersuchte die Bedingungen der Schwärmerbildung bei

Chlamydomonas tingens. Wenn die Alge aus 1 %iger Knopscher Nährlösung in Lösungen der verschiedensten Salze und einer Reihe von organischen Stoffen übergeführt wurde, so schritt sie zur Bildung von Schwärmzellen. Franck untersuchte, wie stark die einzelnen Salzlösungen konzentriert sein können, um noch Schwärmerbildung von Chlamydomonaszellen, die in Nährlösung vorher kultiviert waren, zu gestatten. Es stellte sich heraus, daß der Salpeterwert dieser Grenzkonzentrationen für gewisse Salzlösungen annähernd gleich oder sogar höher war als der Salpeterwert der Nährlösung, in denen die Algen vor der Überführung in die Salzlösungen gewachsen waren. Mit Recht schließt Franck daraus, „daß eine Änderung der osmotischen Druckhältnisse wirkungslos ist und weder als begünstigender noch als hemmender Faktor angesehen werden kann, ..., da bei all den drei möglichen Fällen, bei Erhöhung, Verminderung oder Gleichbleiben des osmotischen Druckes im Zellinnern, die Schwärmerbildungsprozesse ungehindert erfolgten."

Die Beobachtungen von Livingston (1900) bei Stigeoclonium bieten den früheren Erfahrungen von Klebs gegenüber hinsichtlich des uns hier interessierenden Problems nicht viel Neues. Wenn Livingston fand, daß Fäden und Palmellaformen dieser Alge nur in verdünnten Lösungen der verschiedensten Salze Zoosporen bilden, daß dieser Prozeß aber in höher konzentrierten Salzlösungen nicht eintritt, so läßt sich aus dieser Beobachtung noch kein Schluß über die Natur des äußeren Reizes ziehen, der die Zoosporenbildung in den schwachen Salzlösungen veranlaßt hat. Um über die Natur des äußeren Reizes entscheiden zu können, muß man die Faktoren kennen, in welchen bei der Übertragung in die betreffenden Lösungen eine Veränderung eintritt. Livingston hätte in den einzelnen Fällen, wo er Zoosporenbildung beobachtete, den osmotischen Druck angeben müssen, den die Lösung ausübte, in dem das Material vor den Versuchen gewachsen war. Da Livingston dies nicht getan hat, kann man seiner Behauptung: „The responses of Stigeoclonium (tenue?) .... in reproductive activity, which accompany a change in concentration of the Knop's solution in which it is growing, are due to changes in the osmotic pressure of the medium, and are in no way functions of its chemical composition" (1900, pag. 314) nicht ohne weiteres zustimmen. Die Angaben dieses Autors in betreff der Zoosporenbildung seitens der Fadenform dieser Alge scheinen mir sogar eher gegen eine rein physikalische Natur des Reizes, wie sie Livingston annimmt, zu sprechen, da Livingston angibt, daß nur in schwach konzentrierten Nährlösungen die Alge in Form von Fäden wächst, und

daher anzunehmen ist, daß das Fadenmaterial, bei dem Zoosporenbildung in verdünnten Salzlösungen erfolgte, Kulturen in wenig konzentrierten Nährlösungen entnommen war.

Da eine Reihe der früheren Beobachtungen von Klebs und Franck dafür sprachen, daß eine einfache Entziehung der anorganischen Salze zur Zoosporenbildung Veranlassung geben kann, auch wenn der osmotische Außendruck nicht verändert wird, so schien eine weitere experimentelle Untersuchung dieser Frage nicht aussichtslos. Ich habe in dieser Hinsicht eine Reihe von Versuchen mit Oedogonium pluviale angestellt, in denen ich Änderungen im osmotischen Drucke ausschloß und die Wirkung einer Entziehung der anorganischen Salze bei konstant bleibendem osmotischen Außendruck beobachtete. Nachdem auf diese Weise festgestellt worden war, daß Oedogonium pluviale unter diesen Bedingungen imstande war, Zoosporen zu bilden, ergab sich als weitere Frage, ob es darauf ankomme, daß alle vorher zur Ernährung dienenden anorganischen Salze entzogen werden, oder ob schon die Entziehung einzelner Salze genüge, um die Reaktion seitens der Alge anzuregen und welche Salze in dieser Hinsicht von Bedeutung seien.

Auch der anderen Seite der Frage nach der Wirkung von Veränderungen im Gehalt der Umgebung an anorganischen Nährsalzen, nämlich der Bedeutung einer Zufuhr von anorganischen Nahrungsstoffen für die Zoosporenbildung bei Algen, die in Wasser gelebt haben, konnte ich näher treten. Für viele Algen (Hydrodictyon u. a.) kommt die Überführung in Knopsche Nährlösung überhaupt nicht als äußerer Reiz für die Erregung der Zoosporenbildung in Betracht. Bei diesen Algen wirkt die Nährlösung meist in dem Sinne, daß sie die Reizbarkeit der Algen auf äußere Veranlassungen zur Zoosporenbildung erhöht, daß sie den Eintritt des Prozesses selbst aber nicht gestattet. Nur zwei Algen sind, wie ich vorhin schon bemerkt habe, bekannt, bei welchen Zoosporenbildung als Reaktion auf die Überführung der Algen aus Wasser in Nährlösung erfolgt: Vaucheria clavata und Oedogonium capillare. Daß in diesen Fällen die äußere Veranlassung für die Entwicklung der Schwärmer in einer einfachen Erhöhung des osmotischen Außendruckes zu suchen sei, ist nach den bisherigen Erfahrungen nicht wahrscheinlich, wenn auch eingehende Versuche in dieser Hinsicht bisher nicht angestellt worden sind. Einmal ist die Wirkung der Nährsalzzufuhr bei beiden Algen nur im Licht, nicht aber im Dunkeln zu bemerken, außerdem kommt es speziell bei Oedogonium darauf an, daß die Fäden reich an Reservestoffen sind.

Vermutlich ist es auch hier in erster Linie wesentlich, daß den Algen bestimmte für die Ernährung wichtige Salze zugeführt werden, die in irgend einer Weise in den Stoffwechsel eingreifen. Als ein günstiges Objekt für eine nähere Analyse dieser Frage erwies sich Haematococcus pluvialis. Weniger präzise Resultate als mit dieser Alge erhielt ich mit Oedogonium pluviale.

Wurden auch die meisten meiner Versuche nach den eben dargelegten Gesichtspunkten angestellt, so war es selbstverständlich für die Deutung der Resultate nicht unwichtig, auch darüber orientiert zu werden, wie sich beide Algen anderen äußeren Bedingungen wie Licht, Dunkelheit, Temperatur, gegenüber verhielten. Die Ergebnisse, die ich in dieser Hinsicht erhielt, werden ebenfalls im Folgenden mitgeteilt. Von besonderem Interesse dürften dabei die Resultate sein, die die Versuche mit Haematococcus ergaben. Das besondere Verhalten des Haematococcus dem Licht gegenüber machte eine Anzahl eingehenderer Versuche erforderlich.

Versuche mit Oedogonium pluviale.

Die Alge fand ich im März 1906 fruktifizierend in einem Wasserreservoir im botanischen Garten zu Halle a. S. Sie hatte sich am Boden und am Rande des Behälters angesiedelt und wuchs von hier aus in langen Fäden in das Wasser. Das ganze Frühjahr über hielt sich die Alge im Bassin in gesundem Zustande, bis sie im Juli durch eine Cladophora und durch Vaucheria sessilis überwuchert wurde.

Bei der näheren Bestimmung der Alge nach der Monographie der Oedogoniaceen von Hirn war ich im Zweifel, ob ich es mit einem Vertreter der Kollektivspezies Oedogonium pluviale oder mit Oedogonium fonticola A. Br. zu tun hatte. Morphologisch war zwar mein Material von Oedogonium diplandrum, das von Klebs untersucht wurde und das nach Hirn mit Oedogonium pluviale synonym ist, nicht zu unterscheiden, wenn auch der Standort beider Algen ganz verschiedenartig ist. Die mir vorliegende Form hatte sich in ganz ruhig stehendem Wasser entwickelt, während Klebs das Oedogonium diplandrum bei Basel in einem lebhaft strömenden Bache fand. Andererseits waren aber auch bemerkenswerte Abweichungen der Eigenschaften meines Materials von den Charakteren, die für Oedogonium fonticola angegeben werden, nicht zu konstatieren. Als Standorte für Oedogonium fonticola sind einige Bassins in den botanischen Gärten von Bologna, Venedig und Berlin (Hirn, 1900, pag. 314) bekannt. Ich sandte zur genaueren Be-

Mo. Bot. Garden
1908

stimmung die Alge an Herrn Prof. Dr. Hirn in Jyvaskylae, der die Freundlichkeit hatte, mir mitzuteilen, daß das mir zur Untersuchung dienende Material Oedogonium pluviale sei und daß auch nach dem von mir eingesandten Material zu urteilen, kaum mehr die Identität von Oedogonium pluviale und Oedogonium fonticola A. Br. bezweifelt werden könne.

Zur Orientierung über die Art und Weise, wie die Zoosporenbildung der Alge vor sich geht, verweise ich auf die Angabe von Oltmanns (Algen, I, 1904, pag. 216): „Die Schwärmer entstehen einzeln in der Mutterzelle, und zwar sind sie in derselben so orientiert, ... daß das helle Vorderende mit den Geißeln der Zellwand anliegt. Ist die Zoospore fertig gestellt, so zieht sich das ganze Plasma ein wenig zusammen und bald erfolgt der Austritt, indem die Mutterzelle durch einen Ringriß aufspringt und auseinander klappt. Die Zoospore drängt sich heraus, zunächst noch von einer dünnen Hüllblase umgeben; später sprengt sie diese und eilt davon."

Nach den Erfahrungen, die Klebs durch seine Versuche besonders mit Protosiphon botryoides und Hydrodictyon utriculatum gewonnen hat, sind die äußeren Bedingungen, durch welche die Zoosporenbildung veranlaßt wird, bei ein und derselben Alge nicht unter allen Umständen die gleichen, vielmehr sind sie in ihrer Wirksamkeit abhängig von den allgemeinen Wachstumsbedingungen, unter denen die Alge vorher gelebt hat. Je nach den früheren Lebensbedingungen und dem durch diese herbeigeführten physiologischen Zustand der Alge wird die Zoosporenbildung durch verschiedene äußere Reize ausgelöst. Erfolgreiche Versuche ließen sich mithin nur dann erwarten, wenn sie mit Material angestellt wurden, von dem soweit als möglich bekannt war, unter welchen allgemeinen Bedingungen es vorher sich entwickelt uud gelebt hatte.

Um speziell die Bedeutung der Nährsalze für die Zoosporenbildung zu untersuchen, mußte ich wissen, welche Nährsalze und in welcher Menge sie den Algen zur Verfügung gestanden hatten. Zu diesem Zwecke kultivierte ich eine größere Menge Oedogonien in einer 0,5 %igen Knopschen Nährlösung und außerdem in destilliertem Wasser.

Es ist nicht überflüssig, die Art und Weise anzugeben, auf welche ich diese Kulturen, aus denen ich später das Material zu meinen Versuchen entnahm, herrichtete. Die Algen wurden aus dem Brunnen genommen, gut mit Leitungswasser abgewaschen, bis möglichst alle Verunreinigungen entfernt waren, nnd vor der Überführung in die Kulturen tüchtig mit der Kulturflüssigkeit abgespült. Die Kulturen setzte ich in

großen zylindrischen Glasgefäßen an, die bis zu $^2/_3$ ihrer Höhe mit der Kulturflüssigkeit gefüllt waren. Um die Verdunstung möglichst einzuschränken, wurden die Gefäße mit Glasplatten zugedeckt.

Zum Standort für die Kulturen wählte ich einen Tisch unter einem nach Norden gelegenen Balkon, weil sie hier einerseits vor direktem Sonnenlicht geschützt waren, ihnen aber diffuses Tageslicht in hinreichendem Maße zur Verfügung stand. Entsprechende Kulturreihen wurden in schwächeres Licht gestellt und zwar auf den Arbeitstisch an einem Nordfenster und in einen großen Glaskasten, der an der Nordfront in einer Ecke stand und von der Mauer von Süden und Westen her beschattet war. Diesen Kulturen entstammte das Material, das für die Versuche zur Verwendung kam.

Form der Versuchsanstellung.

Für die Versuche, die ich mit dem auf diese Weise präparierten Material anstellte, bediente ich mich kleiner Glasdosen von ca. 12 ccm Inhalt, die mit 10 ccm Lösung gefüllt wurden. Bei der Verteilung des Algenmaterials in diese Dosen wurde darauf geachtet, daß die Menge des Materials in den einzelnen Kulturreihen soweit als möglich die gleiche war. Selbstverständlich wurde die größte Sorgfalt darauf verwendet, daß nicht etwa andere als beabsichtigte Salze sich in den Dosen fanden. Jedesmal wurde vor dem Einbringen in die Kultur das Material sorgfältig mit der Flüssigkeit, wie sie bei dem Versuch zur Verwendung kam, abgespült.

Um einen Maßstab für die Intensität der Zoosporenbildung in meinen Versuchen zu haben, zählte ich die Zoosporen in einer großen Anzahl von Gesichtsfeldern. Das konnte mit Leichtigkeit ausgeführt werden, da die Zoosporen sich auf der Oberfläche der Kultur ansammelten. In meinen Daten ist, wo nichts besonderes bemerkt wurde, die kleinste und größte Zahl der in den Gesichtsfeldern gefundenen Zoosporen angegeben. Das Gesichtsfeld, auf das sich meine Angaben beziehen, erhielt ich durch Benutzung von Okular 3 und Objektiv 1 von Seibert (Vergrößerung : 86).

Einfluß der anorganischen Nährsalze.

1. Einfluß der Nährsalzentziehung.

Bestimmung des osmotischen Druckes der Nährlösungen.

Um bei meinen Versuchen irgendwelche Änderungen des osmotischen Druckes ausschließen zu können, handelte es sich zunächst darum, den osmotischen Druck der Knopschen Nährlösungen und ent-

sprechender Lösungen, die nur bestimmte Salze derselben enthielten, zu kennen. Weil eine Berechnung des osmotischen Druckes so kompliziert zusammengesetzter Lösungen, wie sie zur Verwendung kamen, zu umständlich war, so schien es vorteilhaft den osmotischen Druck wenigstens der am meisten verwendeten Lösungen empirisch zu ermitteln.

Livingston (1901, pag. 302) gibt am Schluß einer seiner Arbeiten eine Tabelle, in der der osmotische Druck der Knopschen Nährlösung und der Salzlösungen angegeben ist, die wie die Knoplösung bereitet sind, in denen jedoch je ein Komponentsalz der vollen Knopschen Lösung fehlt. Diese Angaben konnte ich für mich nicht übernehmen, da ich mich aus verschiedenen Gründen der Methode, deren sich Livingston zur Bereitung seiner Nährlösung bediente, nicht anschließen konnte. Bei Verwendung von Dikaliumphosphat, das bekanntlich alkalisch reagiert, läßt sich der Niederschlag von phosphorsaurem Kalk kaum vermeiden. Deshalb benutzte ich kristallisiertes Trikaliumphosphat von Grübler. Dieses reagiert im Gegensatz zu dem gewöhnlichen amorphen Trikaliumphosphat sauer. Ferner wurde beim Abwägen der Salze niemals ihr Gehalt an Kristallwasser berücksichtigt, wodurch natürlich ein ziemlicher Unterschied in der Konzentration der von mir bereiteten Lösungen im Vergleich zu denen Livingstons bedingt war.

Zur Bestimmung des osmotischen Druckes bediente ich mich desselben Verfahrens wie Livingston (1901, pag. 300). Mit Hülfe eines Beckmannschen Apparates ermittelte ich die Gefrierpunktserniedrigungen der einzelnen Lösungen und berechnete daraus nach der von Nernst (1903, pag. 146) angegebenen Formel

$$P_f = 12{,}03\ \Delta_f.$$

(P_f = osmotischer Druck bei 0°, Δ_f = Gefrierpunktserniedrigung) den osmotischen Druck bei 0°. Aus der Formel

$$P_t = P_f\ (1 + 0{,}00367\ t)$$

läßt sich der Druck, der bei der Temperatur t ausgeübt wird, berechnen.

Es ist nötig die genaue Zubereitung der Lösungen anzugeben. Ich ging von 2%igen Lösungen der einzelnen Salze aus und setzte daraus eine 2%ige Mischung zusammen. Hieraus stellte ich mir dann durch Verdünnung die gewünschten Konzentrationen her. Zur Sterilisation der Lösungen benutzte ich Maßkolben von 100 ccm Inhalt, die oberhalb vom Teilstrich noch eine kolbenartige Ausbuchtung hatten. Die Sterilisation erfolgte 10 Minuten lang in strömendem Dampf. Die geringen Mengen Wasser, die bei dieser Prozedur verdampften, wurden wieder ersetzt, nachdem die Lösungen auf 17,5° — auf diese Tempe-

ratur waren die Maßflaschen geaicht — wieder abgekühlt waren. Auf diese Weise ermittelte ich den osmotischen Druck für verschiedene Konzentrationen der Knopschen Nährlösung, ferner für eine stickstoff-freie und eine phosphorfreie Lösung. Die stickstoffreie Lösung enthielt folgende Komponenten:

$MgSO_4$ — 1 Teil
K_3PO_4 — 1 Teil.

Die phosphorfreie Lösung bestand aus:

$Ca(NO_3)_2$ — 4 Teile
KNO_3 — 1 Teil
$MgSO_4$ — 1 Teil.

Meine Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengefaßt. Der Kürze halber bezeichne ich die stickstoffreie Lösung mit A, die phosphorfreie mit B. Die Daten sind stets die Mittel aus mehreren Beobachtungen. Der Gefrierpunkt des destillierten Wassers, von dem die Gefrierpunkte der Lösungen subtrahiert wurden, war das Mittel aus zwei Beobachtungen vor und nach den Gefrierpunktsbestimmungen der einzelnen Salzlösungen.

Lösung	Δf	P_f Atmosph.	$P_{15°}$ Atmosph.	$P_{25°}$ Atmosph.
0,2 % K. N.	0,051	0,6135	0,6473	0,6698
0,2 % A.	0,053	0,6376	0,6727	0,6961
0,2 % B.	0,058	0,6977	0,7361	0,7617
0,5 % K. N.	0,131	1,5759	1,6627	1,7205
0,5 % A.	0,112	1,3474	1,4216	1,4710
0,5 % B.	0,131	1,5759	1,6627	1,7205
1 % K. N.	0,227	2,7308	2,8811	2,9814
1 % A.	0,202	2,4301	2,5639	2,6531
1 % B.	0,234	2,8150	2,9700	3,0733
2 % K.	0,442	5,3173	5,6100	5,8052

Der osmotische Druck steigt mit der Konzentration der Lösungen nicht im gleichen Verhältnis. Er ist in konzentrierteren Lösungen nicht in demselben Maße stärker als in schwächeren Lösungen, in dem die Konzentration erhöht ist. Bei den einzelnen Salzlösungen ist der Grad der relativen Druckabnahme bei steigender Konzentration verschieden. Während die stickstoffreie Lösung in 0,2 %iger Verdünnung noch fast den gleichen osmotischen Druck ausübt wie die 0,2 %ige Knop-Lösung, ist der Druck der 0,5 %igen stickstoffreien Lösung schon bedeutend geringer als der der 0,5 %igen Knopschen Lösung.

Bei Oedogonium pluviale läßt sich wie bei vielen anderen Algen (Vaucheria repens, Hydrodictyon, Protococcus u. a.) die Zoosporenbildung

leicht dadurch erreichen, daß die in Nährlösung kultivierte Alge in destilliertes Wasser übergeführt wird. Um zu sehen, ob für dieses Verhalten der Alge die gleichzeitig mit der Nahrungsentziehung eintretende Erniedrigung des osmotischen Außendruckes bestimmend war oder nicht, suchte ich zunächst dadurch den Algen die Nährsalze zu entziehen, ohne dabei den osmotischen Druck der umgebenden Flüssigkeit zu erniedrigen, indem ich sie in isotonische oder osmotisch sogar noch stärker wirksame Lösungen anderer Substanzen, die nicht in der Knopschen Nährlösung enthalten sind, übertrug. Zuerst wandte ich Zuckerlösungen an. Nach Pfeffer (1897, I) hat eine 1 %ige Rohrzuckerlösung bei 15° C einen osmotischen Druck von 0,69 Atmosphären. Demnach ist eine 2,5 %ige Rohrzuckerlösung etwa isotonisch mit einer 0,5 %igen Knop-Lösung. Einer 1 %igen Knopschen Nährlösung entspricht eine 4 %ige Rohrzuckerlösung. Ich führe einige typische Versuche an:

Ödogonien am 10. Mai 1906 aus 0,5 %iger K. N. in destilliertes Wasser — Am 14. Mai 1906

2,5 %ige Rohrzuckerlösung	10—15	Keimlinge	im Gesichtsfeld
4 %ige „	15—20	„	„ „
	20	„	„ „

Am 12. Mai 1906 aus 0,5 %iger K. N.-Lösung in destilliertes Wasser — Am 14. Mai 1906

2,5 %ige Rohrzuckerlösung	5—6	Sporen u. Keiml.	im Gesichtsfeld
5 %ige „	einige	Sporen	„ „
	5 –13	Sporen u. Keiml.	„ „

Am 23. Mai 1906. Oedogonium aus 1 %iger Knop-Lösung in destilliertes Wasser — Am 28. Mai 1906

4 %ige Rohrzuckerlösung	bis zu 4	Keiml.	im Gesichtsfeld
5 %ige „	2 –3	Sporen	„ „
	6	Keimlinge	„ „

Die Versuche wurden in großer Zahl aus allen Nährlösungen mit demselben Erfolg wiederholt. Von 28 Versuchen trat in 26, also in 93 % Zoosporenbildung in isotonischer Zuckerlösung ein und zwar meist mit derselben, oft mit stärkerer Intensität als bei der Überführung aus Nährlösung in Wasser. Nur wenn die Kulturen im Dunkeln angestellt wurden, war die Zahl der Zoosporen in Zuckerlösungen geringer als in destilliertem Wasser. Aber darauf ist wohl kein Gewicht zu legen, da im Dunkeln alsbald enorm viel Bakterien die Zuckerkulturen zerstörten.

Kulturen, in denen ich statt Zuckerlösungen Chlornatrium anwandte, um den osmotischen Druck nicht zu verringern, führten zum gleichen Ergebnisse. Stets bildeten Ödogonien, die aus 0,5 %iger Knopscher Lösung in eine 0,27 %ige NaCl-Lösung (nach Pfeffer hat eine 1 %ige NaCl-Lösung einen osmotischen Druck von 6,09 Atmosphären)

übergeführt wurden, in gleicher Menge Zoosporen wie beim Übergang in destilliertes Wasser.

Nach diesen Ergebnissen zu urteilen ist Oedogonium pluviale nach Kultur in Knopscher Nährlösung also imstande, auch bei konstant bleibendem Außendruck Zoosporen zu bilden, wenn ihm die anorganischen Nährsalze plötzlich entzogen werden.

Noch günstigere Resultate als mit reiner Chlornatriumlösung erhielt ich zum Teil dann, wenn ich eine Mischung von Chlornatrium und Nährlösung benutzte. Ich fügte zu diesem Zweck zu 0,1 %iger Knop-Lösung noch eine 0,22 %ige Chlornatriumlösung, um einen osmotischen Druck von 1,66 Atmosphären zu erreichen. In dieser Mischung trat die Zoosporenbildung mit besonderer Lebhaftigkeit ein. Einige Beispiele mögen dies zeigen:

Ödogonien seit 29. Mai 1906 in 0,5 %iger Nährlösung im Glaskasten an der Nordfront:

Am 20. Juni in den Kasten hell in	Am 25. Juni 1906
Kulturflüssigkeit	nichts
destilliertes Wasser	3 -5 Sporen im Gesichtsfeld
0,27 % NaCl-Lösung	2—5 Keiml. „ „
0,1 KN + 0,22 % NaCl-Lösung	10—20 „ „ „

Ödogonien aus der gleichen Kultur unter gleichen Bedingungen

Am 23. Juni 1906 in	Am 28. Juni 1906
Kulturflüssigkeit	nichts
destilliertes Wasser	manchmal 1—3 Keiml. im Gesichtsfeld
0,27 % NaCl-Lösung	1—4 Sporen „ „
0,1 % Knop-Lös. + 0,22 % NaCl-Lös.	20 -25 Keiml. „ „

In dieser Mischung waren bei gleichem osmotischen Druck die Nährsalze, wenn auch nicht vollständig beseitigt, so doch bedeutend verringert. Die noch vorhandenen Nährsalze banden die schädlichen Wirkungen des Chlornatriums. Auch für andere Algen ist bekannt, daß schädlich wirkende Salze besser bei Gegenwart von etwas Nährlösung vertragen werden. So kann z. B. nach Klebs (1896, pag. 150) Hydrodictyon sogar 2 und 2,5 %ige Salpeterlösungen aushalten, wenn etwas Nährlösung zugefügt wird.

Aus diesen letzten Versuchen sehen wir gleichzeitig, was Klebs (1904, pag. 458) schon für Vaucheria repens nachgewiesen hat, nämlich. daß nicht einmal eine absolute Entfernung der Nährsalze nötig ist, um die Zoosporenbildung zu erregen, daß vielmehr eine relative Verringerung bei gleichbleibendem osmotischen Drucke genügt. Besondere Versuche, in denen ich Ödogonien aus 0,5 %iger Nährlösung in 0,4 bis 0,1 %ige Knop-Lösungen überführte, lehren, daß eine Verminderung der Nährsalze von 0,5 % auf 0,2 % und besonders auf 0,1 % für die

Auslösung des Prozesses hinreichend ist. An Vaucheria repens beobachtete Klebs ein ähnliches Verhalten. Diese Alge bildet Zoosporen, wenn sie aus 1 %iger Knop-Lösung in 0,2 %ige und 0,1 %ige Nährlösung übertragen wird. Auf Grund meiner Versuche mit Oedogonium pluviale und im Hinblick auf die Tatsache, daß Vaucheria repens auch bei Nahrungsentzug durch Übertragung in hochprozentige Zuckerlösungen Zoosporen bilden kann, möchte ich annehmen, daß auch bei Vaucheria in diesem Falle der wirksame äußere Faktor die relative Verminderung der Nährsalze und nicht die des osmotischen Druckes (Klebs 1904, pag. 458) war.

Die vorhin angeführten Versuche beweisen nur indirekt die Bedeutung der Nährsalzentziehung als wichtiges Mittel, um Zoosporenbildung hervorzurufen. Es ließen sich immerhin noch spezifische, die Entwicklung der Zoosporen befördernde Wirkungen des Chlornatriums und des Rohrzuckers annehmen, wenn es auch nicht gerade große Wahrscheinlichkeit für sich hat, daß zwei chemisch so verschiedene Substanzen unter sonst gleichen Bedingungen dieselbe physiologische Reaktion hervorrufen können.

Um auch diesen Einwänden vorzubeugen, kam es darauf an, zur Erhaltung des osmotischen Druckes nicht fremde Substanzen zu verwenden, sondern die Nahrungsverminderung durch Übertragung in geeignete Kombinationen der Komponenten der Knopschen Nährlösung herbeizuführen, in denen einzelne wichtige Nahrungsstoffe fehlten.

Da die Nitrate und Phosphate die bedeutendste Rolle bei der Ernährung spielen, so untersuchte ich, wieweit eine Entfernung dieser Salze einzeln von Wirkung wäre. Ich gebe meine Versuche ausführlich an.

Ödogonien aus 0,5 %iger Knop-Lösung, seit 15. Mai 1906 unter dem Balkon, werden unter den Balkon hell gestellt:

Am 11. Juni 1906 in	Am 15. Juni 1906
Kulturflüssigkeit	nichts
destilliertes Wasser	einzelne Keimlinge
0,6 A (N-frei)	1—2 Keiml. im Gesichtsfeld
0,5 B (P-frei)	nichts.

Ödogonien aus 0,5 %iger Knop-Lösung, seit 29. Mai unter dem Balkon, werden am gleichen Standort hell gestellt:

Am 20. Juni in	Am 26. Juni 1906
Kulturflüssigkeit	nichts
destilliertes Wasser	einige Zoosporen
0,6 A (N-frei)	oft 1—3 Keiml. im Gesichtsfeld
0,5 B (P-frei)	1 vereinzelter Keimling

Ödogonien, seit 29. Mai in 0,5 %iger Knop-Lösung im Glaskasten hell. Am gleichen Standort hell:

Am 20. Juni 1906 in
Kulturflüssigkeit
destilliertes Wasser
0,6 A (N-frei)
0,5 B (P-frei)

Am 22. Juni 1906
nichts
3—4 Sporen im Gesichtsfeld
eine Anzahl Sporen
2—3 Keiml. im Gesichtsfeld

Am 23. Juni 1906 in
Kulturflüssigkeit
destilliertes Wasser
0,6 A (N-frei)
0,5 B (P-frei)

Am 28. Juni 1906
nichts
manchmal 1—3 Keiml. im Gesichtsfeld
einzelne Sporen
1—3 Sporen im Gesichtsfeld

Am 27. Juni 1906 in
Kulturflüssigkeit
destilliertes Wasser
0,6 A (N-frei)
0,5 B (P-frei)

Am 2. Juli
nichts
2—3—6 Sporen im Gesichtsfeld
vereinzelte Sporen
oft 2 –4 Sporen

Auf den ersten Versuch möchte ich deshalb nicht viel Gewicht legen, weil nur wenig Material noch zur Verfügung stand. Aber die letzten Versuche zeigen doch, daß bei gleichem osmotischen Druck, aber Entziehung von Phosphaten oder Nitraten, Zoosporenbildung eintreten kann, wenn auch die Intensität nicht gerade sehr stark ist[1]).

Geeignete Kontrollkulturen sprechen dafür, daß andere als die genannten Faktoren nicht von Bedeutung waren. Es wäre nicht unmöglich, daß eine Zufuhr von Sauerstoff der auslösende Reiz gewesen wäre, denn der Sauerstoffgehalt der großen abgestandenen Kulturen war sicherlich gering, während die frischen Salzlösungen sauerstoffreich waren. Die Tatsache, daß in 0,4 und in 0,3 %iger Knop-Lösung, die ebenfalls frisch bereitet waren, niemals Zoosporen gebildet wurden, stützt diese Vermutung nicht.

Bei den Ödogonien, die in schwächerem Licht gestanden hatten, war besonders in der phosphorfreien Lösung Zoosporenbildung eingetreten, weniger in stickstoffreier Lösung. Das Umgekehrte war der Fall bei den Ödogonien, die im hellen Licht (unter dem Balkon) sich aufgehalten hatten. Ich habe es leider wegen Mangel an Material nicht

1) Da die stickstoffreie Lösung gleichzeitig Kalzium nicht enthält, so wäre es möglich, daß auch bei Entfernung von Kalzium allein Zoosporenbildung erfolgen könnte. Spezielle Versuche mit Lösungen, denen nur Kalzium fehlte, die aber Nitrate enthielten, habe ich nicht gemacht. Da uns die Versuche auf pag. 18 lehren werden, daß auch bei Gegenwart von Kalzium die Entfernung des Stickstoffes aus phosphorfreien Lösungen die Wirkung der letzteren ganz wesentlich erhöht, so ist wohl auch für den Fall, daß Zoosporenbildung in der A-Lösung auftrat, anzunehmen, daß die Entfernung der Nitrate der wirksame Faktor war.

weiter verfolgen können, ob diese Erscheinung zufällig war oder ob sie Regel ist.

Es war anzunehmen, daß ein gleichzeitiger Entzug beider Salze die Intensität des Prozesses erhöhen würde. Um auch dies nachzuweisen, mußte ich, wenn ich einen gleichzeitigen Mangel an Kalium und Kalzium nicht eintreten lassen wollte, zum Magnesiumsulfat noch Chlorkalium und Chlorkalzium hinzufügen. Ich verwandte folgende Mischungen:

0,5 % $MgSO_4$ (+ $7H_2O$) (0,48 Atm.) + 0,23 % KCl (1,097 Atm.

0,5 % $MgSO_4$ (+ $7H_2O$) (0,48 Atm.) + 0,25 % $Ca(Cl)_2$ (1,07 Atm.).

Mit diesen beiden Mischungen erzielte ich folgende bestätigende Resultate:

Ödogonien, seit 29. Mai 1906 in 0,5 KN im Glaskasten, kommen am gleichen Standort hell:

Am 27. Juni in	Am 2. Juli 1906
Kulturflüssigkeit	nichts
destilliertes Wasser	2 3—6 Sporen im Gesichtsfeld
in d. Lös. von $MgSO_4$ + KCl	3—12 „ „ „
in d. Lös. von $MgSO_4$ + $Ca(Cl)_2$	15 –20 „ „ „
0,4 %ige Knop-Lösung	nichts

Die beiden Salzlösungen hatten einen etwas, aber nur wenig geringeren osmotischen Druck (etwa 0,1 Atmosphäre) als die 0,5 %ige Knopsche Nährlösung. Da in 0,4 %iger Knopscher Nährlösung, also bei einer vierfachen Verminderung des osmotischen Druckes keine Zoosporen auftraten, so kann dieser geringe Unterschied im Druck vernachlässigt werden.

Die zuletzt angegebenen Versuche wurden alle im Licht angestellt ohne Verminderung der Lichtintensität gegenüber derjenigen, unter der die Algen gewachsen waren. Daß die Wirkung der Nährsalzentziehung nicht an die Gegenwart des Lichtes gebunden ist, möchte ich aus den Vorversuchen mit destilliertem Wasser, Rohrzucker und stickstoffreier Lösung schließen, in denen die Zoosporenbildung ebenfalls im Dunkeln eintrat.

Kurz zusammengefaßt habe ich also folgendes Ergebnis:

Um bei Oedogonium pluviale nach Kultur in Knopscher Nährlösung Zoosporenbildung hervorzurufen, genügt eine Entziehung der Nährsalze, eine Druckverminderung im Medium ist nicht nötig. In isotonischen Rohrzucker- und Chlornatriumlösungen treten Zoosporen mit großer Regelmäßigkeit auf. Eine Entziehung entweder der Nitrate oder der Phosphate ist ausreichend, doch erhöht die Entfernung beider Salze die Intensität des Prozesses. Gleichzeitige Verringerung des osmotischen Druckes bewirkt gegenüber den isotonischen Lösungen keine

Steigerung der Intensität der Zoosporenbildung. Es ist nur ein relativer, kein absoluter Nährsalzmangel zur Veranlassung der Zoosporenbildung erforderlich.

2. Einfluß einer Steigerung des Nährsalzgehaltes.

In der Entziehung der Nährsalze ist bei Oedogonium pluviale nicht das einzige Mittel gegeben die Schwärmsporenbildung anzuregen. Wird Oedogonium pluviale längere Zeit über in destilliertem Wasser kultiviert und so einem Mangel an anorganischen Salzen ausgesetzt, so hat gerade eine Zuführung von Nährsalzen den gleichen Effekt, wie eine Entziehung derselben bei solchen Fäden, denen die Salze reichlich zur Verfügung standen.

Die Zellen der in destilliertem Wasser kultivierten Ödogonien unterscheiden sich wesentlich von denen, die längere Zeit in Knopscher Nährlösung gelebt haben. Die Nährlösung gestattet keine Aufspeicherung von Reservestoffen. Die Zellen sind grün und besitzen einen deutlichen und durchsichtigen Chloroplasten. Stärke ist nur in Amylonherden vorhanden. Bei längerer Kultur in destilliertem Wasser dagegen sind die Zellen mit Stärke und Öl vollständig vollgepfropt, oft in so hohem Grade, daß der Chloroplast ganz verdeckt wird und die Zellen verblaßt oder gelblich erscheinen. Durch Chloraljod werden die Zellen tief blauschwarz gefärbt.

Wenn man solche Ödogonien aus destilliertem Wasser in verdünnte Nährlösungen (0,1 %, 0,2 % und 0,5 %) überführt, so erfolgt lebhafteste Zoosporenbildung. Einige Beispiele unter vielen mögen die Behauptung illustrieren.

Ödogonien, in destilliertem Wasser unter dem Balkon seit 15. Juni 1906, werden unter dem Balkon hell gestellt:

Am 10. Juli 1906 in	Am 17. Juli 1906
0,1 % Knop-Lösung	6—16 kurze Keimlinge
0,2 % „ „	10—15 „ „
0,5 % „ „	nichts

Am 18. Juli in	Am 28. Juli
0,1 % Knop-Lösung	10—12 Keiml. im Gesichtsf. Keine Stärke!
0,2 % „ „	6—8 „ „ „ „ „
0,5 % „ „	1—3 „ „ „ „ „

Ödogonien im Nordfenster in destilliertem Wasser, seit 15. Juli im Nordfenster. Am gleichen Standort hell gestellt:

Am 7. Juli in	Am 12. Juli
0,1 % Knop-Lösung	5—10 Keiml. im Gesichtsfeld
0,2 % „ „	8—15 „ „ „
0,5 % „ „	3—5 „ „ „

Ödogonien in destilliertem Wasser seit 29. Juli im Nordfenster. Am gleichen Standort hell:

Am 1. Juli in		Am 5. Juli
0,1 %	Knop-Lösung	5—6 Sporen im Gesichtsfeld
0,2 %	„ „	10—15 und mehr „ „ „
0,5 %	„ „	vereinzelte Sporen

In den Zellen, die sich nicht in Zoosporen umgewandelt hatten, waren in den Nährlösungen alle Reservematerialien wieder aufgelöst. Die Fäden waren wieder ergrünt wie die in einer alten Nährlösungskultur und enthielten Stärke wie diese nur in Amylonherden.

Ähnliches beobachtete Klebs (1896, pag. 290 u. 291) bei Oedogonium capillare. Reich mit Reservestoffen versehene Fäden aus alten Wasserkulturen bildeten in verdünnten Nährlösungen bei Gegenwart von nicht allzu intensivem Licht Zoosporen, während gleichzeitig eine Ergrünung der Zellen und die Auflösung der Reservestoffe erfolgte.

Meine Resultate unterscheiden sich von denen bei Oedogonium capillare dadurch, daß zum Gelingen des Versuches die Mitwirkung des Lichtes nicht erforderlich war. Es ist in diesem Fall bei Oedogonium pluviale gleichgültig für den Eintritt der Zoosporenbildung und für die Ergrünung, ob die Versuche im Licht oder im Dunkeln ausgeführt werden.

Ähnlich wie bei den vorhergehenden Versuchen ergab sich auch hier die Frage, wie weit für den Eintritt der Zoosporenbildung die osmotischen oder chemischen Eigenschaften der Nährsalze verantwortlich zu machen sind, ob in den angeführten Fällen die wasserentziehende Eigenschaft der Knopschen Nährlösung in Betracht kam, oder ob die Zoosporenbildung davon abhing, daß bestimmte Nährsalze den Zellen zur Verfügung gestellt wurden.

Gegen die zuerst genannte Möglichkeit spricht eigentlich schon die Tatsache, daß der Prozeß wesentlich lebhafter eintritt, wenn die Nährlösung (0,1 und 0,2 %) sehr verdünnt ist, daß dagegen in 0,5 %iger Nährlösung, von der wir doch wissen, daß sie die Ödogonien in keiner Weise schädigt, die Zoosporen nur unregelmäßig gebildet werden.

Auch das verhältnismäßig späte Auftreten einer lebhaften Zoosporenbildung — meist wurden die ersten Schwärmer nach 3 Tagen beobachtet — macht eine rein osmotische Wirkung der Nährsalze schon nicht sehr wahrscheinlich.

Die Versuche, die ich zur näheren Prüfung der Frage anstellte, zeigen, daß der Wasserentziehung aus den Zellen, wie sie nach der Übertragung der Algen aus destilliertem Wasser in Knopsche Nährlösung stattfinden muß, jedenfalls nicht die Hauptrolle bei der Ver-

anlassung der Schwärmerbildung zukommt. Wenn ich den osmotischen Außendruck dadurch erhöhte, daß ich die Algen in Rohrzuckerlösungen übertrug, trat niemals Zoosporenbildung ein, während in Kontrollkulturen mit Nährlösung ceteris paribus der Prozeß stets in lebhafter Weise vor sich ging. Die Reservestärke wurde in den Rohrzuckerlösungen niemals aufgelöst, sondern im Gegenteil noch vermehrt. Auch als ich statt Rohrzuckerlösungen Chlornatrium als osmotisch wirksames Mittel anwandte, wurden ebenfalls keine Zoosporen gebildet, außer in einem Fall, wo ich allerdings von der Reinheit des Chlornatriums nicht überzeugt war. In reinstem, umkristallisiertem NaCl traten keine Schwärmer auf.

Ödogonien aus destilliertem Wasser (seit 8. August im Nordfenster).

Am 19. September in	24. September
Kulturflüssigkeit	nichts
0,2 % Knop-Lösung	4 -5 Sporen im Gesichtsfeld
0,15 % reinstes NaCl	nichts

Noch eine Anzahl der im folgenden angeführten Versuche machen es in hohem Grade wahrscheinlich, daß die Bedeutung der Nährlösung für die Zoosporenbildung der in destilliertem Wasser kultivierten Ödogonien in erster Linie auf der chemischen Zusammensetzung der Nährlösung beruht und nicht in ihrer Eigenschaft, osmotisch wirksam zu sein, zu suchen ist.

Da in Nährlösung eine Mischung mehrerer Substanzen vorliegt, so war eine weitere Analyse der Frage von Interesse, ob denn ein Zusammenwirken aller Komponenten der Knop-Lösung erforderlich sei oder ob es von der Gegenwart nur bestimmter Salze oder Elemente der Knopschen Nährlösung abhänge, daß Zoosporen gebildet werden.

Ich übertrug zur Untersuchung Ödogonien aus destilliertem Wasser zunächst in 0,2 %ige Lösungen von Kalziumnitrat, Kaliumnitrat, Trikaliumphosphat und in eine 0,6 %ige Lösung von Magnesiumsulfat. Niemals erhielt ich Zoosporen in Kaliumnitrat und schwefelsaurem Magnesium, und auch in Trikaliumphosphat traten von allen Kulturen nur in einem Falle Zoosporen (1—2 Sporen im Gesichtsfeld) auf. Die Ergebnisse mit Kalziumnitrat waren etwas unregelmäßig. Während zweimal die Versuche kein positives Resultat ergaben, fand ich zweimal 1—3 Sporen im Gesichtsfeld und einmal 1—4 Sporen im Gesichtsfeld. In den Kontrollkulturen mit der Knop-Lösung war die Zoosporenbildung stets sehr intensiv aufgetreten, wie die vorhin angeführten Daten zeigen. Nur in dem einen Falle, in dem auch Kalziumnitrat ergebnislos angewendet wurde, war die Intensität der Sporenbildung auch in der

Nährlösung gering (in 0,1 K. N. 1—2 Sporen im Gesichtsfeld, in 0,2 K. N. 2—3 Sporen im Gesichtsfeld).

Das Auftreten der Zoosporen in Kalziumnitratlösung machte noch weitere Versuche mit Kalziumsalzen erforderlich.

In 0,2 % Chlorkalzium erhielt ich einmal 2—4 Zoosporen im Gesichtsfeld, einmal 1 Spore in der ganzen Kultur, während in der Nährlösung 3—10 Sporen im Gesichtsfeld aufgetreten waren. Gipswasser wendete ich erfolglos an. Dagegen traten in einer Lösung von Kalziumphosphat (wenig Wasser wurde mit Ca-Phosphat tüchtig geschüttelt) 4—8 Zoosporen im Gesichtsfeld auf.

Demnach scheint dem Kalzium eine gewisse Rolle bei dem Eintreten der Zoosporenbildung dieser stärkereichen Ödogonien zuzukommen, wenn sich auch nach den wenigen und unregelmäßigen Resultaten nicht behaupten läßt, daß Kalziumsalze allein imstande wären, eine ebenso intensive Zoosporenbildung wie die Knopsche Nährlösung zu veranlassen.

Ich möchte an dieser Stelle auf eine Angabe von Klebs (1896, pag. 292) hinweisen. Dieser Autor beobachtete bei Oedogonium capillare äußerst lebhafte Zoosporenbildung, nachdem er die Alge vom natürlichen Standort aus ziemlich kalkarmen Wiesenwasser in ein Aquarium gebracht hatte, das von kalkreichem Wasser durchflossen wurde. Klebs vermutet, daß die Zoosporenbildung erfolgt sei, weil der Kalkgehalt des Wassers zu groß war, um das Wachstum der Alge zu gestatten, andererseits aber die Zoosporenbildung nicht hemmen konnte, die durch den Reichtum des Wassers an Nährsalzen veranlaßt wurde. Es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß vielleicht auch in diesem Falle bei Oedogonium diplandrum der Kalkgehalt die Zoosporenbildung nicht nur gestattete, sondern vielleicht sogar mit zur Veranlassung direkt beigetragen hat.

Von besonderem Interesse war es zu untersuchen, welche Bedeutung die Nitrate und Phosphate für Oedogonium pluviale haben, wenn die Alge in destilliertem Wasser kultiviert worden ist, ob sie allein Zoosporenbildung veranlassen können, oder ob sie ohne der Intensität des Prozesses Abbruch zu tun, aus der Nährlösung fortgelassen werden können. Daß ein Phosphat allein nicht genügt, sehen wir aus dem negativen Resultat der Versuche mit K_3PO_4. Das Gleiche ließe sich für Nitrate vielleicht aus den Versuchen mit KNO_3 schließen, besonders da auch bei den Kulturen mit $Ca(NO_3)_2$ die wesentliche Bedeutung dem Kalzium zuzukommen scheint. Immerhin wäre es möglich gewesen, daß eine Kombination von Nitraten und Phosphaten für sich allein den Prozeß hätte anregen können. Die Experimente lehren das Gegenteil. Niemals traten in einer kombinierten Lösung von Natriumphosphat und Natriumnitrat Zoosporen auf.

Aus den Versuchen mit Kalziumsalzen geht ferner schon hervor, daß Zoosporen gebildet werden können, ohne daß Nitrate und Phosphate mitwirken. Exakte Versuche stellte ich mit folgender Lösung an, die alle Elemente der Knop-Lösung außer Stickstoff und Phosphor enthielt:

0,2 % ($MgSO_4$ + KCl + $Ca(Cl)_2$ zu gleichen Teilen).

Das Resultat war folgendes:

Ödogonien aus destill. Wasser (seit 15. Juni unter dem Balkon)	
unter dem Balkon hell am 18. Juli in die genannte Lösung	am 23. Juli 6—10 Sporen im Gesichtsfeld
am 25. Juli in die genannte Lösung	am 28. Juli 10—12 Sporen im Gesichtsfeld
am 25. Juli in die genannte Lösung doch dunkel unter dem Balkon	am 28. Juli 20 25 Sporon im Gesichtsfeld

In beiden Fällen war die Intensität der Zoosporenbildung nicht schwächer, als in der vollständigen auch N. und P. enthaltenden Knop-Lösung.

Die negativen Resultate, die ich mit der 0,2 %igen phosphorfreien B-Lösung ($MgSO_4$ + KNO_3 + $Ca(NO_3)_2$) erhielt, dürfen uns hierbei nicht irritieren, da Kalium in dieser Lösung nur in der nicht sehr günstigen Form von Kalisalpeter gegeben war. Wird Kalium in einer weniger giftigen Form, z. B. als K_3PO_4, gegeben, so kann es zusammen mit schwefelsaurem Magnesium Zoosporenbildung veranlassen, wenn auch nicht mit der Intensität, wie wenn noch Kalzium zur Verfügung gestanden hätte. Das zeigt ein Versuch, in dem ich Ödogonien aus dem destillierten Wasser in die stickstoffreie A-Lösung brachte (K_3PO_4 + $MgSO_4$).

Ödogonien im destillierten Wasser unter dem Balkon seit 15. Juni.

Am 25. Juli in 0,2 % A-Lösung — Am 27. Juli 1—4 Zoosporen im Gesichtsfeld.

Alle diese Versuche wurden, wo nichts besonderes bemerkt ist, im Hellen ohne irgend welche Schwächung der Lichtintensität ausgeführt. In den zahlreichen Kontrollversuchen mit der Kulturflüssigkeit — diese wurde vor der Verwendung filtriert — wurden niemals Zoosporen gebildet. Wenn einmal auch in einer Kultur, die im Nordfenster stand, in destilliertem Wasser Zoosporenbildung beobachtet wurde, so ist dieses Verhalten der Alge auf die Wirkung geschwächter Lichtintensität zurückzuführen, wie wir später pag. 30 sehen werden.

Einiges möchte ich noch bemerken über den Stärkegehalt der Zellen in den einzelnen Salzlösungen. Am schnellsten und intensivsten erfolgte die Auflösung der Stärke in den Knopschen Nährlösungen, aber auch in den Lösungen einzelner Salze, außer KNO_3, wo die Zellen

sehr bald zugrunde gingen, verschwand die Stärke in den Zellen allmählich, wenn auch oft sehr unregelmäßig. Das Gleiche gilt für die N-freie (A) und die P-freie (B) Lösung. Die Nitrate und Phosphate haben auch für die Auflösung der Stärke in den Fäden von Oedogonium keine Bedeutung. In der kombinierten Lösung von Natriumnitrat und Natriumphosphat trat niemals eine Verminderung des Stärkegehaltes in den Zellen ein gegenüber den Kontrollkulturen mit der alten Kulturflüssigkeit.

Ein ähnliches Verhalten wie die Ödogonien, die längere Zeit ohne wesentliche anorganische Nährsalze in destilliertem Wasser gelebt haben, zeigten solche Fäden, die in Rohrzuckerlösungen kultiviert waren. In den Rohrzuckerlösungen geraten die Ödogonien alsbald in einen jämmerlichen Zustand. Sie werden noch mehr als in destilliertem Wasser mit Reservematerialien angefüllt und verblassen vollständig. Diese Ödogonien lassen sich auf die gleiche Weise zur Zoosporenbildung bringen wie die in destilliertem Wasser kultivierten Fäden. Wenn man die Zuckerlösung durch Nährlösung ersetzt, so werden auch hier alsbald die Reservestoffe gelöst, die Zellen ergrünen wieder und bilden lebhaft Zoosporen. Ich habe das Experiment fast mit allen alten Rohrzuckerkulturen gemacht, in denen die Schwärmerbildung — sie war nach Überführung aus Knop-Lösung oder aus dem Brunnen eingetreten — aufgehört hatte. Die eine Hälfte der in jeder Dose befindlichen Fäden brachte ich in destilliertes Wasser, die andere in 0,2 %ige Knopsche Nährlösung. Während nach der Überführung in destilliertes Wasser niemals Stärke gelöst wurde und keine Zoosporen auftraten, wurden in der Nährlösung zahlreiche, oft mehr Zoosporen gebildet, als früher in der Zuckerlösung entstanden waren.

Ödogonien längere Zeit in größeren Rohrzuckerkulturen zu halten, ist wegen der vielen Bakterien, die die Kulturen alsbald verunreinigen und Fäulnis hervorrufen, schwer durchzuführen. Da es mir gelang eine größere Rohrzuckerkultur leidlich rein zu erhalten, so konnte ich eine größere Reihe von Versuchen mit gleichmäßig erzogenem Material anstellen.

Ödogonien in 5 %iger Rohrzuckerlösung seit 15. Juni unter dem Balkon.

Am 1. Juli in	4. Juli	7. Juli
Kulturflüssigkeit	nichts	nichts
0,2 KN-Lösung	grün, Anzahl Sporen	10—20 Sporen im Gesichtsfeld
0,5 KN-Lösung	grün, einzelne „	1 Spore in jedem Gesichtsfeld
destilliertes Wasser	nichts	nichts
0,1 % NaCl-Lösung	nichts	nichts
2,5 % Rohrzuckerlösung	nichts	nichts

Ödogonien in 5 %iger Rohrzuckerlösung seit 26. Mai unter dem Balkon.

Am 27. Juli in	2. Juli	4. Juli
0,5 KN-Lösung	5—8 Keiml. im Gesichtsf.	grün, Stärke nur in Amylonherden
	ganz grün	
Kulturflüssigkeit	eine vereinzelte Spore	enorm viel Stärke
0,22 % NaCl + 0,1 KN	5—6 an manchen Stellen	Zellen grün, nur in manchen
	10—12 Sporen im Gesichtsf.	noch Stärke

Demnach genügt nicht bei diesen Ödogonien in Rohrzuckerlösungen eine einfache Verminderung des osmotischen Druckes im Außenmedium zur Auslösung des Prozesses, wie die Versuche mit destilliertem Wasser, Chlornatrium und Rohrzucker zeigen. Es müssen Nährsalze mitwirken, damit die Reservestoffe gelöst und Zoosporen gebildet werden. Leider stand mir nicht mehr Material zur Verfügung, um speziell untersuchen zu können, ob dieselben Salze in Betracht kommen, wie wenn die Ödogonien in destilliertem Wasser kultiviert worden waren.

Ich fasse die letzten Ergebnisse noch einmal zusammen:

Ödogonien, die in destilliertem Wasser kultiviert worden sind und die infolgedessen einen reichen Vorrat von Stärke in sich aufgespeichert haben, lösen ihre Reservestoffe auf und bilden Zoosporen, sobald sie in verdünnte Knopsche Nährlösung übergeführt werden. Die Wirkung der Nährlösung beruht nicht auf dem Gehalt an Nitraten und Phosphaten, die allein nicht imstande sind, die Bildung der Zoosporen zu veranlassen. Dagegen vermag eine geeignete Kombination der anderen in der Knopschen Nährlösung enthaltenen Elemente (Mg, S, K, Ca) die Nährlösung in dieser Hinsicht zu ersetzen. Der Prozeß ist nicht vom Licht abhängig, sondern erfolgt in gleicher Weise, auch im Dunkeln. Auch Ödogonien, die in Rohrzucker kultiviert worden sind, werden durch Nährlösung zur Auflösung der Reservestoffe und zur Zoosporenbildung veranlaßt.

Versuche mit Fäden, die in Leitungswasser oder im Brunnenreservoir gewachsen sind.

Führen bei Ödogonien, die im Brunnen gewachsen sind und vor der Versuchsanstellung nicht unter besonderen, mir bekannten Bedingungen kultiviert wurden, auch dieselben äußeren Mittel, wie sie in den eben beschriebenen Versuchen angewandt wurden, zur Zoosporenbildung, so ließ sich doch die Art und Weise, auf welche diese Mittel ihre Wirkung ausübten, nur schwer erkennen. Die Versuche mit solchen Ödogonien, die direkt dem Brunnen entnommen wurden, zeigen, wie wenig wir das Verhalten einer Alge äußeren Faktoren gegenüber be-

urteilen können, wenn wir nicht wissen, unter welchen Bedingungen die Algen früher gelebt haben.

Ich erhielt Zoosporen, wenn ich Ödogonien aus dem Brunnen überführte in destilliertes Wasser, in Nährlösung, Traubenzucker, Rohrzucker und Maltose. In Chlornatrium traten nur manchmal einige Zoosporen auf. Aber auch in den anderen Lösungen war die Bildung der Schwärmer insofern ziemlich unregelmäßig, als sie manchmal auch in destilliertem Wasser, in Nährlösung und Rohrzucker ausblieb. Ich führe einige Beispiele an, wo der Prozeß fast überall eintrat. Für die Versuche stellte ich die Kulturdosen in ein großes Glasgefäß mit eingeschliffenem Deckel. Die Gefäße wurden dann in den Brunnen gehängt. Durch Verschmieren des Randes des Gefäßes mit Wachs verhinderte ich den Eintritt von Wasser.

Brunnentemperatur 15°.

Am 4. Mai in	8. Mai	9. Mai
destilliertes Wasser	1—3 Sporen im Gesichtsf.	bis 7 u. 9 Sporen im Gesichtsf.
Leitungswasser	5—6 „ „ „	bis 10 „ „ „
Brunnenwasser	nichts	nichts
2% ige Traubenzuckerl.	vereinzelte Sporen	vereinzelte Sporen
2% ige Rohrzuckerl.	6—10 Sporen im Gesichtsf.	6—10 Sporen im Gesichtsf.
0,2 KN-Lösung	sehr viel Sporen	60—70 „ „ „

Brunnentemperatur 13°.

Am 5. Mai in	8. Mai	9. Mai
destilliertes Wasser	20—30 Sporen im Gesichtsf.	20—30 Sporen im Gesichtsf.
Leitungswasser		8—10 „ „ „
Brunnenwasser	nichts	nichts
2% ige Traubenzuckerl.	einige wenige Sporen	
2% ige Rohrzuckerl.	6—10 Sporen im Gesichtsf.	12—20 Sporen im Gesichtsf.
0,2 KN-Lösung	20—25 „ „ „	45—60 „ „ „

Am größten war die Intensität der Zoosporenbildung in der Nährlösung. In vielen Fällen wurden überhaupt nur in der Knoplösung, nicht aber im destillierten Wasser und in Rohrzuckerlösung Zoosporen entwickelt. In Kontrollkulturen, wo ich Ödogonien wieder in das Brunnenwasser, in dem sie gewachsen waren, überführte, konnte ich niemals Zoosporen finden.

Da Temperatur und Lichtintensität überall dieselben waren, kann natürlich in den Fällen, in denen Zoosporen auftraten, ein Veränderung in diesen beiden Faktoren hierfür nicht verantwortlich gemacht werden.

Zunächst lag auch hier wieder die Möglichkeit nahe, daß der äußere Reiz einfach rein physikalischer Natur sei, daß es sich einfach um Änderungen des osmotischen Druckes handele, der einmal durch die

Salz- und Zuckerlösungen erhöht und im anderen Fall nach der Übertragung in destilliertes Wasser herabgesetzt wurde.

Ich führte Ödogonien in eingedicktes Brunnenwasser über, also in eine Flüssigkeit von höherem osmotischen Druck, der erreicht wurde, ohne daß fremde Stoffe dazu verwandt wurden. Niemals trat Zoosporenbildung ein. Die Fäden hielten sich in eingedicktem Brunnenwasser sehr gut. Würde umgekehrt eine Herabsetzung des Mediums die Zoosporenbildung veranlassen, so hätten Zoosporen auftreten müssen, als ich die Fäden aus dem eingedickten Brunnenwasser wieder in gewöhnliches Brunnenwasser brachte. Das war auch nicht der Fall.

Eine direkte rein chemische Wirkung der Lösungen, in denen Zoosporenbildung eintrat, hat bei der Verschiedenheit der Stoffe: Knopsche Nährlösung, Rohrzucker, destilliertes Wasser, von denen wir wissen, in wie verschiedener Weise sie die Ödogonien beeinflussen, ebenfalls wenig Wahrscheinlichkeit für sich.

Auch ein Unterschied in der Menge des zur Verfügung stehenden Sauerstoffes kann wohl nicht als Reiz in Betracht kommen. Es gelang nicht durch Durchleiten von Luft durch Brunnenwasserkulturen die Zoosporenbildung im Brunnenwasser anzuregen. Es sei dies im Gegensatz zu den Angaben von Walz (1858, pag. 497—502) hervorgehoben der behauptet, daß auf diesen Reiz hin die Ödogonien zur Schwärmerbildung zu schreiten vermöchten.

Vielleicht läßt sich eine andere Annahme machen. Es wäre denkbar, daß im Brunnenwasser durch die Lebenstätigkeit von Bakterien und vielen anderen Organismen oder durch Fäulnis von Blättern usw. Stoffe angehäuft worden sind, die die Lebenstätigkeit der Algen in irgend einer uns unbekannten Weise beeinflußten, so daß erst nach Entfernung dieser Stoffe, nicht aber in der alten Flüssigkeit selbst Zoosporenbildung eintreten konnte.

Die allgemeinen Bedingungen, unter denen die Ödogonien im Brunnenwasser gewachsen sind, kennen wir eben nicht genau; um klare Schlüsse über die Wirkung der die Zoosporenbildung auslösenden Reize ziehen zu können, müßten wir aber gerade über sie ganz genau orientiert sein. Der Zustand der Algen im Brunnen ist jeden Tag ein anderer, je nachdem am Tage vorher die Sonne schien oder ob trübe Tage waren. Und auch die inneren Verhältnisse in den Zellen der einzelnen Fäden sind dann natürlich in demselben Brunnen auch vollständig verschieden. Die einen Fäden finden sich in einem solchen Zustand, daß sie durch dieselben Mittel zur Zoosporenbildung gebracht werden können wie die Ödogonien, die in destilliertem Wasser kultiviert sind. Andere Zellen

sind noch lebenskräftiger und ähneln in ihren inneren Verhältnissen mehr den in Nährlösung kultivierten Fäden und reagieren auf dieselben äußeren Reize wie diese.

Dieselben Schlüsse gelten im wesentlichen auch für die Resultate, die ich mit den Ödogonien erzielte, die ich im Leitungswasser in großen Glasaquarien kultivierte. Bei sehr heller Beleuchtung konnte ich nur einmal in einer Kultur unter dem Balkon in 0,5 %iger Knopscher Nährlösung lebhaftere Zoosporenbildung (25—35 Sporen im Gesichtsfeld) beobachten. Bessere Resultate erhielt ich erst, als ich die Versuche bei schwächerem Licht anstellte. Im wesentlichen stimmte das Verhalten der Leitungswasser-Ödogonien mit dem überein, welches die Brunnen-Ödogonien zeigten. Ich komme darauf noch einmal zurück.

Um auch für Oedogonium pluviale die Konzentrationsgrenzen, innerhalb deren Zoosporenbildung erfolgen kann, zu ermitteln, ging ich von Fäden aus, die dem Brunnenbassin entnommen wurden. Die Kulturen wurden im Nordfenster angesetzt. Die obere Grenze für die Zoosporenbildung in Rohrzuckerlösungen liegt bei 14 % Rohrzucker. Doch schon in 6 und 8 %igen Lösungen traten die Zoosporen nicht mehr aus[1]).

In Knopscher Nährlösung ist die Zoosporenbildung schon bei niederer Konzentration gehemmt. Schon in 1,4 %iger Nährlösung treten nur noch vereinzelte Zoosporen auf. Auch für Oedogonium pluviale haben wir demnach die für viele anderen Algen bekannte Erscheinung, daß die Zoosporenbildung in anorganischen Salzlösungen schon bei viel niedrigerer Konzentration nicht mehr eintritt als in Lösungen organischer Stoffe.

Einfluß von Licht und Dunkelheit.

In den vorhergehenden Abschnitten habe ich den Einfluß der Lichtintensität nur insofern berücksichtigt, als ich zeigte, daß die Zoosporenbildung durch Dunkelheit nicht gehemmt wird und daß die Mitwirkung des Lichtes nicht für den Eintritt des Prozesses erforderlich sei.

Eine Entfernung der Nährsalze hatte für die in Knopscher Nährlösung kultivierten Ödogonien im Licht und im Dunkeln den gleichen Effekt und ebenso lösten die im destillierten Wasser gezogenen Fäden im Hellen und im Dunkeln ihre Stärke auf und bildeten Zoosporen. Aber wenn auch die Dunkelheit als allgemeine Bedingung für die Zoosporenbildung nicht weiter in Betracht kommt, wenn andere Reize

1) Zum Nachweis nicht ausgetretener Zoosporen verfuhr ich wie Klebs (1896, pag. 264). Nach kurzem Aufenthalt in konzentrierter Salpeterlösung wurden die Fäden in Jodjodkalium gebracht, worin sich die Hüllen, welche die Zoosporen der Ödogonien ausscheiden, violett tingieren.

den Prozeß veranlassen, so schließt das ihre Bedeutung als spezielle Bedingung noch nicht aus, durch die allein ohne direkte Mitwirkung anderer Reize Zoosporenbildung ausgelöst wird.

Auch dem Einfluß der Dunkelheit gegenüber verhält sich Ödogonium verschieden je nach den vorhergehenden allgemeinen Wachstumsbedingungen. Daß das Verhalten der Algen Licht und Dunkelheit gegenüber häufig von den vorhergehenden Kulturbedingungen abhängig ist, ist bekannt. Während Hydrodictyon z. B., wenn es in Nährlösung kultiviert ist, in der Regel Licht nötig hat, um beim Übergang aus der Nährlösung in Wasser Zoosporen zu bilden, ist es für dieselbe Alge gleichgültig, ob Licht mitwirkt oder nicht, wenn sie aus fließendem Wasser in stehendes übergeführt zur Zoosporenbildung schreitet. Bei Hydrodictyon kommt Dunkelheit nur als allgemeine Bedingung in Betracht, sie selbst löst in diesem Fall keine Zoosporenbildung aus. Anders bei Oedogonium pluviale. Hier ist es die Dunkelheit als spezieller Reiz, der sich von den vorangehenden Kulturbedingungen als abhängig erweist.

Bei Ödogonien, die in Nährlösung kultiviert wurden und bei denen es infolgedessen zu keiner Aufspeicherung von Reservestoffen gekommen war, kann Dunkelheit allein noch keine Zoosporenbildung herbeiführen, wenn nicht gleichzeitig auch die Nährsalze entzogen werden. In den 21 Kulturen, wo ich Nährlösungsödogonien in der Kulturflüssigkeit verdunkelte, wurden niemals Zoosporen gebildet. Auch einen regelmäßigen Unterschied in der Intensität der Zoosporenbildung im Licht und im Dunkeln bei gleichzeitiger Nahrungsentziehung konnte ich nicht feststellen.

Ganz anders als Nährlösungsödogonien verhalten sich die Fäden, die in destilliertem Wasser kultiviert wurden und die mit Reservestoffen angefüllt waren, der Dunkelheit gegenüber. Bei ihnen läßt sich durch einfache Verdunkelung in der Kulturflüssigkeit, ohne daß andere Einflüsse mit im Spiele sind, Zoosporenbildung erzielen. Allerdings trat niemals der Prozeß mit derselben Intensität ein wie bei der Überführung der Ödogonien in verdünnte Nährlösungen.

Ödogonien aus destilliertem Wasser (seit 15. April 1906 unter dem Balkon) am gleichen Standort.

7. Juli	16. Juli	17. Juli
Kulturflüssigkeit hell	nichts	3 Sporen in der ganzen Kultur
„ dunkel	2—5 Sporen im Gesichtsf.	2—5 Sporen im Gesichtsf.
0,1 KN-Lösung hell	6—10 „ „ „	6—16 „ „ „
0,1 KN-Lösung dunkel	6—12 „ „ „	20—25 „ „ „
0,2 KN-Lösung hell	10—15 „ „ „	10—15 „ „ „
0,2 KN-Lösung dunkel	2—3 „ „ „	3—5 „ „ „

18. Juli	21. Juli	23. Juli
Kulturflüssigkeit hell	nichts	nichts
„ dunkel		1 Spore im Gesichtsf.
0,1 KN-Lösung hell	nur wenige Sporen	10—12 Sporen im Gesichtsf.
0,1 KN-Lösung dunkel		3—5 „ „ „
0,2 KN-Lösung hell	wenige Sporen	3—5 „ „ „
0,2 KN-Lösung dunkel		10—12 „ „ „

25. Juli	27. Juli	28. Juli
Kulturflüssigkeit hell	nichts	vereinzelte Sporen
„ dunkel	„	1—3 Sporen im Gesichtsf.
0,2 KN-Lösung hell	Sporen	3—10 „ „ „
0,2 KN-Lösung dunkel	„	20—30 „ „ „

Ich erwähnte in dem Abschnitt, der über die in destilliertem Wasser gewachsenen Ödogonien handelte, daß einmal auch im Hellen ohne Veränderung der Kulturflüssigkeit Zoosporen aufgetreten seien. Die Kultur stand auf meinem Arbeitstisch am Nordfenster, wo das Licht an sich schon verhältnismäßig schwach ist. In jenen Tagen regnete es tüchtig. Der Himmel war vollständig bedeckt und es herrschte ausnahmsweise starke Dunkelheit. Zweifellos ist die Zoosporenbildung auch in dieser Kultur auf die starke Schwächung der Lichtintensität zurückzuführen.

Klebs (1896, pag. 25 u. ff. und pag. 286) hat ja durch methodische Versuche für Vaucheria repens und Oedogonium capillare nachgewiesen, daß bereits durch eine relative Schwächung der Lichtintensität Zoosporenbildung ausgelöst werden kann. Vermutlich ist das auch bei Oedogonium pluviale der Fall.

Die Wirkung der Knopschen Nährlösung wurde durch gleichzeitige Verdunkelung nicht erhöht. Auch hier schwankte wie bei den in Knopscher Nährlösung kultivierten und in destilliertes Wasser übertragenen Fäden die Intensität der Zoosporenbildung einmal zugunsten der Kulturen im Licht, das andere Mal zugunsten der verdunkelten Kulturen.

Daß Dunkelheit und Zuführung von Nährsalzen den gleichen formativen Effekt haben, ist bisher nur bei Vaucheria clavata bekannt. Wird diese Alge in Wasser kultiviert, so läßt sich Zoosporenbildung sowohl durch Verdunkelung als auch durch Überführung in Knopsche Nährlösung erzielen, allerdings ist im Gegensatz zu Oedogonium pluviale die Wirkung der Nährsalze von der Gegenwart des Lichtes abhängig.

Wir haben vorhin gesehen, daß die Zoosporenbildung bei Ödogonien, die in destilliertem Wasser oder in Rohrzucker kultiviert waren

und in Nährlösung übertragen wurden, von der Auflösung der gespeicherten Reservestoffe und einer Ergrünung der Zellen begleitet war. Es ist nun interessant zu konstatieren, daß die gleiche Erscheinung auch unter dem Einfluß der Dunkelheit auftritt. Die Zellen können schon ganz gelb und blaß sein, aber sobald sie verdunkelt werden, lösen sie alsbald fast alle Stärke auf und ergrünen wieder. Während zu Beginn der Versuche und in den Kontrollkulturen im Licht mit destilliertem Wasser die Fäden durch Chloraljod tiefblau gefärbt wurden, zeichneten sich alle Dunkelkulturen dadurch aus, daß Stärke in den Zellen nur in Amylonherden vorhanden war.

Was die Zeit des Eintrittes der Zoosporenbildung betrifft, so fand ich keinen scharfen Unterschied, je nachdem der Prozeß durch Verdunkelung oder durch Steigerung des Nährsalzgehaltes angeregt worden war. Die Zoosporen traten meist nach 3 Tagen auf.

Bei den Ödogonien, die in Zuckerlösungen kultiviert waren, erwies sich der Reiz der Dunkelheit allein als nicht genügend, weder um in der Kulturflüssigkeit Zoosporenbildung noch um die Ergrünung der Zellen zu veranlassen. Auch dann blieb Verdunkelung erfolglos, als die Zuckerlösung durch destilliertes Wasser ersetzt wurde, höchstens ließ sich im destillierten Wasser im dunkeln eine geringe Abnahme des Stärkegehaltes konstatieren. Erst die Gegenwart von Nährsalzen ermöglichte in diesem Falle beide Prozesse.

Einiges möchte ich noch über den Einfluß der Dunkelheit auf die Ödogonien sagen, die im Brunnen wuchsen oder im Aquarium im Leitungswasser kultiviert wurden.

Durch einfache Verdunkelung im Brunnenwasser selbst ließ sich niemals Zoosporenbildung erzielen. Aber eine gewisse Bedeutung scheint die Dunkelheit für die Brunnen-Ödogonien doch zu haben. Ich führe einige Versuche an, wo ich Ödogonien aus dem Brunnenwasser in destilliertes Wasser brachte und die Kulturen wieder, um Temperaturdifferenzen zu vermeiden, verdunkelt in das Brunnenbassin hing. Die Intensität der Zoosporenbildung ist etwas größer, wenn neben der Überführung aus Brunnenwasser in destilliertes Wasser noch Dunkelheit mitwirkte. Umgekehrt liegen die Verhältnisse, wenn die Ödogonien in Nährlösung gebracht wurden. Hier war die Gegenwart von Licht fördernd. Es traten zwar Zoosporen im Licht und im Dunkeln auf, aber im Dunkeln war die Zahl der Schwärmer meist weit geringer.

Ödogonien aus dem Brunnenbassin.
Standort der Kulturen: Brunnenbassin.

27. April	30. April	7. Mai
Brunnenwasser hell	nichts	nichts
„ dunkel	„	„
destill. Wasser hell	Sporen	15—20 Sporen im Gesichtsf.
„ „ dunkel	„	20 „ „ „

30. April	2. Mai
Brunnenwasser hell	nichts
destill. Wasser hell	kaum Zoosporen
„ „ dunkel	15 -20 Sporen

4. Mai	7. Mai	9. Mai
destill. Wasser hell	einzelne bewegl. Sporen	bis 7 u. 9 Sporen im Gesichtsf.
„ „ dunkel		20 30 „ „ „
0,2 KN-Lösung hell	sehr viel Schwärmer	60 -70 „ „ „
0,2 KN-Lösung dunkel	„ „ „	15—20 „ „ „
Brunnenwasser hell	nichts	nichts
„ dunkel	„	„

Manchmal trat nur in Knopscher Nährlösung im Hellen Zoosporenbildung ein, während in destilliertem Wasser im Hellen und in Nährlösung im Dunkeln keine Zoosporen gebildet wurden. Auch eine Ausnahme wurde beobachtet, wo in destilliertem Wasser im Hellen 20—30 Sporen, im Dunkeln nur 10 Sporen sich im Gesichtsfeld fanden.

Dem Einfluß der geschwächten Lichtintensität ist es wohl auch zuzuschreiben, daß die Zoosporenbildung im destillierten Wasser immer sehr intensiv auftrat, wenn ich die Versuche mit Brunnenödogonien auf dem Arbeitstisch, also bei einer im Verhältnis zum Licht im Freien geschwächten Lichtintensität anstellte. In Knopscher Nährlösung war am gleichen Standort die Zoosporenbildung nicht so intensiv wie im destillierten Wasser.

Standort: Nordfenster hell.

1. Mai	4. Mai	7. Mai
Kulturflüssigkeit	nichts	nichts
destilliertes Wasser	ganze Reihe Zoosporen	20—30 Sporen im Gesichtsf.
0,1 KN-Lösung	einige Sporen	12—19 „ „ „
0,2 KN-Lösung		6—18 „ „ „
0,5 KN-Lösung	12—15 „ „ Sporen im Gesichsf.	15—21 „ „ „

In destilliertem Wasser traten oft in Kulturen am Nordfenster 30 und mehr Sporen im Gesichtsfeld auf.

Ich würde nicht allzuviel Gewicht auf die vorhin genannten Beobachtungen legen, wenn sich die Leitungswasser-Ödogonien aus dem Aquarium nicht ebenso verhalten hätten.

Ödogonien im Aquarium seit Anfang Mai.

11. Juni in	Standort	14. Juni	15. Juni
destilliertem Wasser	Nordfenster hell	einzelne Sporen	2—6 Sporen im Gesichtsfeld
„ „	„ dunkel	10—15 Sporen	20—25 Sporen im Gesichtsfeld
0,5 % KN-Lösung	„ hell	eine Reihe Sporen	10—20 Keimlinge im Gesichtsfeld
0,5 % KN-Lösung	„ dunkel	„ „ „	manchmal 5—6 Keimlinge im Gesichtsf.

6. Juni in	Standort	8. Juni	11. Juni
destilliertem Wasser	Nordfenster hell	vereinzelt 1 Keimling	3—6 Keimlinge im Gesichtsfeld
„ „	„ dunkel	bis zu 8 Sporen	30—40 Sporen im Gesichtsfeld
„ „	Thermost. 26°	3—4 Sporen im Gesichtsf.	30—40 Sporen im Gesichtsfeld
0,5 KN-Lösung	Nordfenster hell	3—4 „ „ „	30—40 Keimlinge im Gesichtsfeld
0,5 KN-Lösung	„ dunkel	3—4 „ „ „	25—30 Sporen im Gesichtsfeld
0,5 KN-Lösung	Thermost. 26°	nichts	10—15 Sporen im Gesichtsfeld

Auch bei den Versuchen, die ich im Keller im Eisschrank ansetzte, wurden im destillierten Wasser mehr Zoosporen gebildet als in der Nährlösung. Ich verweise auf die Daten auf pag. 34.

Der Einfluß der Dunkelheit auf die Zoosporenbildung von Oedogonium pluviale läßt sich kurz folgendermaßen zusammenfassen. Als spezieller äußerer Reiz für die Zoosporenbildung wirkt die Dunkelheit nur bei solchen Fäden, die infolge von vorhergehender Kultur in destilliertem Wasser mit Stärke angefüllt sind. Dagegen können Ödogonien, die in Nährlösungen kultiviert sind, durch Verdunkelung allein, ohne Entziehung der Nährsalze nicht zur Zoosporenbildung veranlaßt werden. Ödogonien, die im Brunnen oder in Leitungswasser gewachsen sind, bilden nach Verdunkelung in der Kulturflüssigkeit ebenfalls keine Zoosporen, doch hat bei ihnen die Dunkelheit einen Einfluß auf die Intensität des Prozesses, wenn dieser durch andere Faktoren veranlaßt wird. In diesem Fall ist die Zahl der Zoosporen im destillierten Wasser im Dunkeln größer als im Hellen. Umgekehrt werden in Knopscher Nährlösung im Hellen mehr Zoosporen gebildet als im Dunkeln.

Einfluß der Temperatur.

Für Oedogonium diplandrum hat Klebs (1896, pag. 267) nachgewiesen, daß eine Temperaturerhöhung von unter 10° C auf eine

Temperatur über 10° C Zoosporenbildung zur Folge hat. Zahlreiche Versuche lehrten, daß ein gleicher oder ähnlicher Temperaturwechsel bei Oedogonium pluviale nicht denselben Effekt hat. Der Übergang aus niederer Temperatur in eine höhere kann an sich noch nicht die Zellen zur Zoosporenbildung reizen. Ebenso kommt bei Oedogonium pluviale auch der Übergang aus höherer Temperatur in niedere nicht als äußere Veranlassung in Betracht. Die Temperaturgrenzen bei Oedogonium pluviale habe ich nicht ganz genau festgestellt. Noch bei 27° können Schwärmer gebildet werden und austreten, ebenso bei 5—6°. In niederer Temperatur wird die Zoosporenbildung verzögert, ohne daß jedoch die Intensität geschwächt wird. Im Gegenteil, gerade in niederer Temperatur trat die Zoosporenbildung sehr intensiv auf und dauerte lange an. Ein Vergleich von Versuchen im Eisschrank unter 6° und solchen, die im Nordfenster im Dunkeln angesetzt wurden, läßt diesen Unterschied hervortreten.

Ödogonien aus dem Aquarium.

11. Juni 1906	Standort	14. Juni 1906	15. Juni	19.—26. Juni
Kulturflüssigkeit	Nordfenster dunkel	nichts	nichts	nichts
	Eisschrank			
Destill. Wasser	Nordfenster dunkel	10—15 Schwärmer	20—25 Sporen im Gesichtsfeld	”
” ”	Eisschrank	10—15 Schwärmer	20—25 Schwärmer	20—30 z. T. noch schwärmende Sporen
2,5% Rohrzucker	Nordfenster dunkel	15—20 Schwärmer	noch Schwärmer	keine Schwärmer mehr
2,5% ”	Eisschrank	nichts	nichts	80—90 z. T. noch schwärmende Sporen
0,5 KN-Lös.	Nordfenster dunkel	einige Sporen	5—6 Sporen	5—6 Keimlinge im Gesichtsfeld
0,5 KN-Lös.	Eisschrank	nichts	nichts	2—4 schwärmende Sporen im Gesichtsfeld

6. Juni 1906	Standort	14. Juni 1906	19.—22. Juni	26. Juni
Kulturflüssigkeit	Nordfenster dunkel	nichts	nichts	nichts
”	Eisschrank	vereinzelt 1 Keimling	”	”
0,5 KN-Lös.	Nordfenster dunkel	25—30 Keimlinge		
0,5 KN-Lös.	Eisschrank	nichts	rund 15 Schwärmer im Gesichtsfeld	keine Schwärmer mehr
Destill. Wasser	Nordfenster dunkel	30—40 Sporen, keine Schwärmer		
Destill. Wasser	Eisschrank	nichts	15—20 Schwärmer	keine Schwärmer mehr

Vergleich zwischen Oedogonium diplandrum, Oedogonium pluviale und Oedogonium capillare.

Es ist vielleicht interessant die Mittel zu vergleichen, die bei den drei bisher hinreichend untersuchten Ödogonienspezies die Zoosporenbildung veranlassen. Ich zitiere dazu die Zusammenfassung der Resultate von Oedogonium diplandrum und Oedogonium capillare, die Klebs (1896, pag. 294 u. 295) gibt.

Bei Ödogonium capillare dienen als Anlaß zur Zoosporenbildung folgende Bedingungen:

„1. Der Aufenthalt im Dunkeln in allen Fällen die sicherste Methode.
2. Der Aufenthalt in Rohrzuckerlösungen von 4—10 % bei mäßigem Licht; bei Lichtabschluß die Intensität des Prozesses sehr fördernd, dagegen für sich allein unwirksam bei heller sonniger Beleuchtung.
3. Nach vorangegangener starker Aufspeicherung von Reservestoffen in lange stehenden Wasserkulturen der Aufenthalt in verdünnter Nährlösung bei Gegenwart von Licht.

Sehr schwach oder garnicht wirkt der Übergang aus Nährlösung in Wasser, ebenso der Übergang aus fließendem in stehendes Wasser und jedweder Temperaturwechsel; unwirksam ist auch der Übergang aus feuchter Luft in Wasser."

Die Zoosporenbildung von Oedogonium diplandrum wird durch keine der für Oedogonium capillare maßgebenden Bedingungen veranlaßt. Vielmehr sind wirksam:

„1. Der Übergang aus fließendem in stehendes Wasser.
2. Der Übergang aus niederer (unter 10°) in höhere Temperatur.
3. Der Übergang aus Nährlösung in Wasser."

Zum Vergleich stelle ich hier die Mittel zusammen, die bei Oedogonium pluviale zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung führen:

„1. Überführung aus Nährlösung in Wasser.
2. Überführung von Ödogonien, die stark Reservestoffe gespeichert haben in verdünnte Nährlösungen (0,1 % u. 0,2 %).
3. Verdunkelung nach Kultur in destilliertem Wasser."

Die drei einander so nahe stehenden Formen und besonders die einander morphologisch völlig gleichen Spezies Oedogonium diplandrum und Oedogonium pluviale zeigen in ihrem physiologischen Verhalten große Unterschiede. Oedogonium pluviale nimmt eine Mittelstellung zwischen Oedogonium diplandrum und Oedogonium capillare ein, ähnelt aber im ganzen mehr dem Oedogonium capillare.

Versuche mit Haematococcus pluvialis.

Seit dem Beginn der mikroskopischen Forschung ist die Erscheinung bekannt, daß die Zystenzustände vieler niederen Organismen lange Zeit völlige Austrocknung ertragen können und dann, sobald sie wieder benetzt werden, fähig sind, von neuem ihre Lebenstätigkeiten wieder wie vor der Eintrocknung aufzunehmen und sich fortzupflanzen. Schon

Leeuwenhoek beobachtete dieses Phänomen vermutlich bei Haematococcus pluvialis, dessen Zysten nach Übergießen mit gekochtem Regenwasser sich zur Teilung veranlassen ließen. Nach ihm wurde von vielen anderen Forschern ein gleiches Verhalten auch bei vielen anderen niederen Tieren und Pflanzen immer wieder beobachtet und bestätigt.

Vielfach entstehen derartige Dauerzustände auch ohne Austrocknung, wenn die Lebensverhältnisse in der Flüssigkeit, in der die Organismen leben, ungünstig werden, z. B. infolge einer Anhäufung von Fäulnisstoffen im Wasser. Auch in diesem Falle schreiten die Zysten zu neuer Teilung, wenn die früheren, der Entwicklung günstigen Bedingungen durch einen Wechsel des Wassers wiederhergestellt werden.

Da trotz der vielen Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der niederen Organismen außer diesen allgemeinen Tatsachen Näheres über die äußeren Bedingungen, durch welche die Weiterentwicklung der Zysten veranlaßt wird, bisher nicht erforscht worden ist, so dürften die folgenden Angaben über meine Ergebnisse in dieser Hinsicht bei Haematococcus pluvialis (Protococcus pl., Sphaerella pl.) einiges Interesse verdienen.

Die Produkte, die aus den Dauerzuständen von Haematococcus unter günstigen Bedingungen hervorgehen, sind bekanntlich Schwärmzellen, die zwei Wimpern besitzen. Ihr Protoplasmaleib ist von einer breiten, aufgequollenen, durchsichtigen Hülle umgeben, in welche feine pseudopodienartige Fortsätze des Protoplasmas hineinragen.

Über den Vorgang der Schwärmerbildung seitens der Zysten möge die Angabe Strasburgers (1878, pag. 9 u. 10) uns hier orientieren:

„Die Schwärmer gehen aus dem Ruhezustande hervor. Die runden, ruhenden Zellen zerfallen hierbei in 2, 4, 8, 16 oder 32 Teile. Hierbei verhält sich . . . die Mutterzelle als ein wahres Sporangium. Die Schwärmer werden nämlich frei, indem die inneren Verdickungsschichten der Mutterzellwand an einer breiten Stelle zu den gallertartig aufgequollenen äußeren hervortreten. In den so gebildeten Sack treten die Schwärmer ein und werden durch Auflösen desselben in dem umgebenden Wasser frei . . . Die leere Haut der Mutterzelle bleibt nach der Entleerung der Schwärmer liegen, sie zeigt die einseitige weite Öffnung. Die Gestalt und Größe der erzeugten Schwärmer hängt von der Zahl und Richtung der erfolgten Teilungen ab.“

Das Material, das ich zu meinen Versuchen verwendete, entnahm ich einem Glasaquarium, das unbedeckt im Freien hell, doch vor direktem Sonnenlicht geschützt stand. Das Aquarium war mit Regen- und Leitungswasser angefüllt, in welchem durch faulende Blätter, durch die Lebens-

tätigkeit vieler Bakterien und anderer Organismen viele Verunreinigungen angehäuft waren. Im Frühling und Sommer 1906 hatte sich in diesem Aquarium Haematococcus pluvialis in großer Menge entwickelt. Als ich im Juli 1906 zur Untersuchung der Alge schritt, waren in dem Wasser keine schwärmenden Haematococcuszellen mehr zu finden, dagegen waren die Wände des Aquariums mit großen roten Dauerzysten dieser Alge bedeckt.

Bei der näheren Untersuchung des Einflusses äußerer Bedingungen auf die Schwärmerbildung dieser Zysten kam für die Form meiner Versuchsanstelluug einmal der Umstand in Betracht, daß bei einfacher Übertragung der Ruhezellen in wiederholt filtrierte Kulturflüssigkeit, die aus dem Aquarium entnommen war, die Zysten unverändert in ihrem Ruhezustande verharrten. Auch nach vorhergehender mehrtägiger Austrocknung der Zysten ließen sich auf diese Weise keine Schwärmsporen erzielen. Der zweite Punkt, der bei den Versuchen berücksichtigt werden mußte, war die Tatsache, daß andrerseits die Schwärmerbildung schon dann eintrat, wenn die Zysten aus dem Wasser des Aquariums in destilliertes Wasser übertragen wurden. Allerdings war die Bildung der Schwärmer auch in diesem Falle nicht so lebhaft, wie sie unter noch besseren Bedingungen, die uns die Versuche lehren werden, vor sich ging. Viele Zysten blieben auch in destilliertem Wasser noch ungeteilt und konnten erst durch intensiver wirkende Mittel zur Entwicklung angeregt werden.

Immerhin konnte ich wegen der genannten Wirkung einer Übertragung in destilliertes Wasser nur dann den Einfluß äußerer Faktoren, der Nährsalze, des Lichtes, der Temperatur usw. beurteilen, wenn ich die äußeren Bedingungen auf Zysten wirken ließ, die sich in derselben Kulturflüssigkeit fanden, in der sie entstanden waren.

Infolgedessen benutzte ich, solange die Kulturflüssigkeit im Aquarium nicht gewechselt wurde, kleine Glasdosen, die mit filtrierter alter Kulturflüssigkeit angefüllt wurden. Alle meine Versuche über die Bedeutung der Nährsalze auf die Schwärmerbildung der Zysten wurden mit derartigen Dosenkulturen angestellt. Später mußte ich, um eine Austrocknung des Aquariums zu vermeiden, das verdunstete Wasser durch Leitungswasser ersetzen. Da nach dieser Veränderung des Aquariumwassers auch dann Schwärmer entstanden, wenn die Zysten in Dosen in die neue Kulturflüssigkeit gebracht wurden, so verfuhr ich in der Weise, daß ich in eine große Anzahl von Dosen Aquariumwasser und Zysten verteilte, und die Dosen dann erst zu den Versuchen verwendete, wenn die entstandenen Schwärmer wieder in den enzystierten

Zustand übergegangen waren, und nachdem ich mich überzeugt hatte, daß nach mehrmaligem Umrühren der Flüssigkeit mit einem Glasstab keine Schwärmer mehr entstanden. Kulturen, wie sie zuletzt beschrieben wurden, verwandte ich zu einigen Versuchen über den Einfluß des Lichtes und der Temperatur auf die Schwärmerbildung.

Bedeutung der Nährsalze.

Die Annahme, daß neben anderen Faktoren vielleicht ein Mangel an anorganischen Nährsalzen die Enzystierung der schwärmenden Hämatokokken in dem Aquarium bedingt haben könnte, veranlaßte mich zu prüfen, ob durch eine Zufuhr von Nährsalzen die Alge zur Aufgabe ihres enzystierten Zustandes und zu neuer Schwärmerbildung sich anregen ließe. Es stellte sich in der Tat heraus, daß Zysten alsbald zur Entwicklung von Schwärmern schreiten, wenn ihnen anorganische Nährsalze dargeboten werden. Besonders lebhaft traten die Schwärmer auf, wenn ich Zysten aus dem Aquarium in verdünnte Knopsche Nährlösung brachte. Einige Beispiele zeigen das:

Am 24. Juli	25. Juli	26. Juli
Ruhende Zysten in		
0,1 KN-Lösung	Viele Teilungen u. Schwärmer	Alles in Bewegung
0,5 KN-Lösung	Teilungen u. Schwärmer, nicht viel	Alles in Bewegung

Die Schwärmerbildung war in der Nährlösung bedeutend intensiver, als wenn die Zysten nur in destilliertes Wasser übertragen wurden. Konnte in diesem Fall, wo die Entwicklung der Schwärmsporen in reiner Nährlösung stattgefunden hatte, vielleicht die Wirkung der Nährsalze durch den gleichzeitigen Wechsel der Kulturflüssigkeit befördernd beeinflußt sein, so ging aus weiteren Versuchen hervor, daß ein solcher Wechsel durchaus nicht nötig ist, damit die Gegenwart von Nährsalzen die Zysten zur Schwärmerbildung anregt. Ein einfacher Zusatz von Nährsalzen zur alten Kulturflüssigkeit aus dem Aquarium ist bereits ausreichend.

Um dies nachzuweisen, stellte ich mir eine 10 %ige Knop-Lösung her und verdünnte sie, ehe ein Niederschlag ausgefallen war, mit alter Kulturflüssigkeit zu 0,1 %iger Lösung.

Ein Beispiel.

Am 26. Juli	27. Juli	28. Juli
Zysten in derartige Nährsalzlösung	Einige, doch nicht viel bewegliche Schwärmer	Sehr viel Schwärmer. Kultur grünlich rot.

Stets war äußerst lebhafte Schwärmerbildung seitens der Zysten die Reaktion auf einen Zusatz von Nährlösung zur Aquariumsflüssigkeit.

Wie bei Oedogonium pluviale, so lag auch hier die Frage nahe, ob zur Erreichung dieses Zieles alle Salze der Knopschen Nährlösung

zusammen nötig seien, oder ob es genüge, einzelne Salze der Kulturflüssigkeit zuzufügen, um die Bildung der Schwärmsporen zu erzielen. Zur Untersuchung dieser Frage stellte ich mir 0,1 %ige Lösungen aller Komponentsalze der Knop-Lösung in alter filtrierter Aquariumsflüssigkeit her und kombinierte sie miteinander auf verschiedenste Weise. Das Resultat zeigt folgende Tabelle. Ich führe darin auch meine Versuche mit phosphorsaurem und salpetersaurem Natrium mit an.

Zysten am 2. August 1906 in 0,1 %ige Salzlösungen.

In der Kulturflüssigkeit war gelöst	4. August	
$Ca(NO_3)_2$	viele Teilungen u. bewegl. grüne Schwärmer	
KNO_3	viele Schwärmer, grünlich	
$MgSO_4$	alles ungeteilt, keine Schwärmer	bis 12. Sept. noch immer ungeteilt
K_3PO_4	„ „ „ „	
$Ca(NO_3)_2 + K_3PO_4$	viele grünliche Schwärmer	
$Ca(NO_3)_2 + MgSO_4$	„ „ „	
$KNO_3 + K_3PO_4$	„ „ „	
$KNO_3 + MgSO_4$	„ „ „	
$K_3PO_4 + MgSO_4$	nichts, keine Schwärmer	am 12. Sept. noch ungeteilt
$Ca(NO_3)_2 + MgSO_4 + K_3PO_4$	viele grünliche Schwärmer	
$KNO_3 + MgSO_4 + K_3PO_4$	„ „ „	
$NaNO_3 + Na_3PO_4$	„ „ „	
$NaNO_3 + Na_3PO_4 + MgSO_4$	„ „ „	
Aquariumwasser	unverändert	

In allen Lösungen, die Nitrate enthielten, hatten die Zellen Zoosporen gebildet, während in allen anderen Lösungen (Kulturflüssigkeit + K_3PO_4 und $MgSO_4$ ohne Nitrate) die Zysten hinsichtlich der Aufgabe ihres Ruhezustandes keine Veränderung zeigten. Demnach scheint den Nitraten eine besondere Bedeutung bei der Schwärmerbildung zuzukommen, da ein einfacher Zusatz von Nitraten ohne andere Veränderung der Flüssigkeit allein die Umwandlung der Zysten in Schwärmer veranlassen kann. Andererseits zeigen die Versuche, daß die übrigen chemischen Elemente, die in der Knopschen Nährlösung außer dem Stickstoff vertreten sind (P, K, Ca Mg S) für den uns hier interessierenden Prozeß gleichgültig sind. Auch nicht in mehrfacher und verschiedener Verbindung miteinander können sie denselben Effekt ausüben wie die Nitrate. Die Bedeutung der Knopschen Nährlösung für die Schwärmerbildung der Haematococcuszysten lingt also in ihrem Gehalt an Nitraten. In den stickstoffreien Lösungen hielten sich die Zysten lebend. Als ich nach einem Monat auch diesen Kulturen einige Tropfen Kalziumnitratlösung zusetzte, trat auch in ihnen lebhafte Schwärmerbildung ein.

Das Minimum des Zusatzes von Nitraten, welches erforderlich ist, um eine Reaktion der Zysten herbeizuführen, habe ich nicht

ganz genau ermittelt. Sicherlich liegt es unter 0,01 % Kalziumnitrat, da noch nach dem Zusatz einer so geringen Menge dieses Salzes zur Aquariumsflüssigkeit auf das Lebhafteste Schwärmer sich entwickelten. Die obere Grenze liegt bei 0,6 % KNO_3. In einer 0,8 %igen Kaliumnitratlösung traten keine Zoosporen mehr auf.

Auch andere stickstoffhaltige Salze können in derselben Weise wie die Nitrate wirksam sein. Das zeigen zunächst einige Versuche mit Kaliumnitrit. Auffallend hierbei ist, daß die giftige salpetrige Säure, die sich vom Nitrit im ersten Versuch abspaltete, nicht hindernd einwirkte, da die Zoosporenbildung im ersten Versuch mit nicht geringerer Intensität eintrat als im zweiten Versuch, wo der Zusatz von K_2HPO_4 das Auftreten von salpetriger Säure nicht zuließ.

Ruhende Zysten aus dem Aquarium.

Am 6. August in	7. August	8. August
0,1 %ige Lösung von Kaliumnitrat in Kulturflüssigkeit	eine Anzahl Schwärmer doch nicht sehr viel	sehr viel Teilungsprodukte, viele grüne Schwärmer, viele ruhig
in dieselbe Lösung, die zu gleichen Teilen mit 0,1 %iger K_2HPO_4-Lösung in Kulturflüssigkeit versetzt ist	ebenso	ebenso

Die Frage, ob ich, um Schwärmerbildung zu bewirken, den Stickstoff auch in Form von Ammoniumsalzen geben darf, konnte ich deswegen nicht exakt behandeln, weil ich nicht mit bakterienfreien Kulturen arbeitete und deswegen nicht behaupten kann, daß nicht etwa nitrifizierende Bakterien aus den NH_3-Verbindungen Nitrate geliefert haben. Nitrate mit Hilfe der Diphenylamin-Schwefelsäureprobe in den Kulturen mit Ammoniumsalzen nachzuweisen. gelang mir jedenfalls nicht. Bei meinen Versuchen im August mit Ammoniumnitrat, -chlorid, -sulfat, -triphosph. und -bitartaricum fand ich nach 2 Tagen fast alle Ruhezellen geteilt in grüne Schwärmer in allen Ammoniumsalzlösungen außer in Ammonium bitartarikum. Andere organische Säuren haben nicht den gleichen hemmenden Einfluß wie die Weinsäure. Als ich Dosenkulturen mit erneuter Kulturflüssigkeit, in denen die anfängliche Schwärmerbildung aufgehört hatte, Ammonium citricum, formicicum, malicum und bitartaricum zusetzte, erhielt ich überall Schwärmer außer in weinsaurem Ammonium. Weinsäure scheint demnach dem Haematococcus weniger zuträglich zu sein als andere organische Säuren. Auch für andere einzellige Chlorophyzeen ist eine ähnliche schädliche Wirkung der weinsauren Salze beobachtet worden. Nach Kossowitzsch sollen Stichococcus und Cystococcus durch weinsaures Ammonium geschädigt werden.

In allen Fällen, wo infolge einer Zuführung von Nährsalzen, speziell also Stickstoffsalzen, Schwärmer gebildet wurden, traten meist schon nach einem Tage Schwärmer auf. Nach 2 Tagen war in der Regel schon die höchste Intensität des Prozesses erreicht.

Wie lange die Bildung und Bewegung der Schwärmer fortdauert, hängt von vielen Umständen ab, die oft nicht zu kontrollieren sind. Von großem Einfluß sind in dieser Hinsicht die Luft- und Temperaturverhältnisse neben anderen Faktoren. In gewöhnlichen Zimmerkulturen konnte ich noch nach 14 Tagen und später nach dem ersten Auftreten der Schwärmer immer noch bewegliche Hämatokokken finden. Häufig kommen die Schwärmer schon früher zur Ruhe und enzystieren sich wieder in einer an den Protoplasmaleib eng anschließenden Membran.

Eine auffallende Erscheinung sei noch erwähnt. Unter allen bisher genannten Bedingungen ging der Bildung der Schwärmer eine Auflösung des Karotins in den Zysten voraus. Auch Cohn (1850, pag. 692) berichtet über die gleiche Beobachtung: „Der Inhalt kann von der Peripherie aus sich in Grün umwandeln, so daß sich zuerst ein bronzefarbener Rand bildet, der allmählich in Grün übergeht und das Rot zuletzt ganz von der Peripherie verdrängt. Weiter geht das Grün in der Regel nicht in dieser Generation, indem schon früher Teilung eintritt.“ Ganz besonders stark war die Auflösung des Karotins nach dem Zusatz von Nährsalzen. Oft erschienen infolgedessen die Kulturen nicht mehr rot, sondern vollständig olivgrün. Ein vollständiges Verschwinden des Karotins konnte ich nicht beobachten. Stets erfolgte nur am Rande der Zysten eine Ergrünung, aber das Zentrum auch der ungeteilten Zysten blieb rot.

Einfluß der Lichtintensität.

Was den Einfluß des Lichtes auf die Schwärmerbildung seitens der Haematococcuszysten angeht, so müssen wir bei der Beurteilung der Wirkungen von Licht und Dunkelheit auch hier wie bei Oedogonium unterscheiden, ob diese Faktoren als allgemeine äußere Bedingungen zu berücksichtigen sind, wenn andere äußere Reize die Schwärmerbildung veranlassen, oder ob unter Umständen ein einfacher Wechsel der Lichtintensität als spezielle äußere Bedingung den Prozeß der Schwärmerbildung veranlaßt.

Als allgemeine Bedingungen kommen Licht und Dunkelheit, wenn es sich um die Schwärmerbildung aus Zysten handelt, die sich vorher im Hellen aufgehalten haben, nur bis zu einem bestimmten Grade in Betracht. Unter den vorhin angeführten Bedingungen (Über-

tragung in destilliertes Wasser und Zuführung von stickstoffhaltigen Substanzen) kann die Zoosporenbildung im Hellen und auch im Dunkeln erfolgen. Aber das Licht spielt hierbei doch insofern eine Rolle, als es die Intensität des Prozesses wesentlich erhöht. Während in den Versuchen im Licht, wenn ich Stickstoff in geeigneter Form gab, fast alle Ruhezellen zur Teilung schritten, trat im Dunkeln in denselben Salzlösungen die Schwärmerbildung nur bei manchen, oft allerdings sehr vielen Zysten ein, aber stets blieb doch noch eine große Anzahl Zysten im Dunkeln ungeteilt. Und entsprechend verhielten sich auch die Kulturen von Zysten in destilliertem Wasser.

Dieser im Verhältnis zu der Wirkung des Lichtes gewissermaßen etwas hemmende Einfluß der Dunkelheit läßt schon vermuten, daß der Dunkelheit erst recht keine Bedeutung als spezielle äußere Bedingung in dieser Hinsicht zukommt. In der Tat sah ich niemals in den vielen Kulturen, in denen ich Zysten in der Aquariumsflüssigkeit verdunkelte, daß Zoosporenbildung eingetreten wäre. Ebenso konnte ich auch eine Auflösung des Karotins allein infolge von Verdunkelung ohne Zusatz von stickstoffhaltigen Salzen oder ohne Veränderung der Kulturflüssigkeit nicht konstatieren. In Kulturen mit Aquariumwasser, die etwa $2^1/_2$ Monate (vom 6. November 1906 bis 24. Januar 1907) im Dunkeln gestanden hatten, waren die Zysten vollkommen rot geblieben. Das ist an sich nichts Auffallendes, da auch von der ebenfalls Karotin enthaltenden Alge Trentepohlia bekannt ist, daß eine bloße Verdunkelung nicht genügt, um allmählich ein Verschwinden des Karotins herbeizuführen. Aber die Tatsache, daß das Karotin der Haematococcuszysten im Dunkeln nicht verschwindet, sei im Hinblick auf die Angaben Cohns (1850, pag. 720) doch hervorgehoben, nach denen Schwärmer beim Aufenthalt im Dunkeln vollständig verbleichen.

Die Auflösung des Karotins der Schwärmer im Dunkeln ist keine Erscheinung, die in lebenden Schwärmern vor sich geht. Als ich Schwärmer, die im Licht im Wasser entstanden waren, in einer Schale bei 25° ins Dunkle brachte, lagen bereits nach 24 Stunden alle Zellen tot am Boden der Schale. Die Auflösung des Karotins war erst am Tage darauf eingetreten. Der Gehalt der Zysten an Stärke[1]) nimmt

---

1) Die Angaben Cohns (1850, pag. 645), daß das Karotin der Hämatococcuszellen sich in Jodlösungen blau färbe wie Stärke, muß ich entschieden bestreiten. Das Karotin nimmt in Jodkalium und in Chloraljod schmutzig-grüne Färbung an. Daneben finden sich in den Zysten zahlreiche weiße Körner, die durch Jod lebhaft blau tingiert werden, wie typische Stärke. Ich habe die allmählich eintretende Färbung wiederholt unter dem Mikroskop an zerdrückten Zysten verfolgt.

im Dunkeln etwas ab. Wenn ich auch nach dreimonatlicher Verdunkelung nie ganz stärkefreie Zysten beobachten konnte, so fiel doch bei einem Vergleich der Zysten, die im Hellen geblieben waren, mit solchen, die verdunkelt worden waren, sofort der größere Stärkegehalt der belichteten Zysten gegenüber dem der verdunkelten Zysten in die Augen.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der Zysten dem Licht gegenüber, wenn die Zysten eine Zeitlang verdunkelt worden sind. Bringt man die Zysten nach vorangehender Verdunkelung ins Licht, so veranlaßt diese Steigerung der Lichtintensität, daß die Zysten sich zur Entwicklung anschicken und Schwärmer produzieren.

Zuerst beobachtete ich diese Erscheinung, als ich Mitte September 1906 alle Kulturen, die ich im August zur Untersuchung der Bedeutung der Nährsalze im Dunkeln angesetzt hatte, und in denen die Schwärmerbildung nicht eingetreten war oder wieder aufgehört hatte, hell stellte. Nach 2 Tagen waren in allen diesen Kulturen Schwärmer zu finden, auch in denen, die keine Nitrate enthielten. Ich habe den Versuch vielfach wiederholt, indem ich Dosenkulturen, in denen die anfängliche Schwärmerbildung im Dunkeln aufgehört hatte und in denen sich nur noch Zysten befanden, in helles Licht setzte. Stets trat in diesen Kulturen schon nach einem Tage, mindestens aber nach 2 Tagen Sporenbildung ein, während in den Kontrollkulturen, die neben den hellstehenden bei gleicher Temperatur verdunkelt waren, die Zysten in ihrem ruhenden Zustande verharrten. Auch nach $2^1/_2$ Monate andauernder Verdunkelung hatten die Zysten ihre Fähigkeit zur Weiterentwicklung nicht verloren.

Interessant wäre es gewesen, wenn ich hätte feststellen können, wie lange der Aufenthalt der Zysten im Dunkeln gedauert haben muß, damit infolge erneuter Belichtung die Schwärmerbildung veranlaßt werden kann. Die Gründe, weshalb mir meine Versuche, die ich zur Untersuchung dieser Frage anstellte, nicht gelangen, will ich später erörtern.

Da bei der Bedeutung des Lichtes für die Assimilation der Pflanzen anzunehmen ist, daß die Wirkung der Belichtung auf die vorher verdunkelten Haematococcuszysten darin besteht, daß in den Zysten eine Neubildung organischer Substanzen Platz greift, so lag die Frage nahe, ob vielleicht eine Zuführung von organischen Stoffen einen gleichen Effekt wie das Licht ausüben und so gewissermaßen das Licht ersetzen könne. Mehrmals wiederholte Versuche mit Rohrzucker und Traubenzucker sprechen zugunsten der genannten Annahme. In alten Dunkelkulturen ließ sich nach Zusatz dieser beiden Stoffe äußerst lebhafte

Schwärmerbildung auch im Dunkeln erreichen. Nur einige der vielen Beispiele seien angeführt. Am 22. Oktober wurde zu einer ca. 10 ccm Flüssigkeit enthaltenden Dosenkultur, die seit dem 1. Oktober im Dunkeln stand und die nur Zysten enthielt, 1 ccm 25 %ige Rohrzuckerlösung zugesetzt, so daß also die Kulturflüssigkeit etwa 2,5 % Rohrzucker enthielt. Am 23. Oktober waren Schwärmer gebildet, in einer Kontrollkultur ohne Zucker nicht. Zu je einer Dosenkultur, die seit dem 22. Oktober im Dunkeln standen, wurde am 8. November in derselben Weise Rohr- bezw. Traubenzuckerlösung zugesetzt. Am 12. November war im Dunkeln in beiden Kulturen intensive Zoosporenbildung eingetreten. Sehr viele Wiederholungen der Versuche bestätigten die Beobachtung immer wieder.

Bei den früher erwähnten Versuchen über den Einfluß der anorganischen Salze waren stets Zysten zur Verwendung gekommen, die vor der Versuchsanstellung dem Licht ausgesetzt waren. Da diesen Zysten infolgedessen Gelegenheit gegeben war, alle organischen Stoffe, die bei der Atmung verbraucht wurden, sofort durch Assimilation wieder zu ersetzen, so waren sicherlich zu Beginn der Versuche organische Reservestoffe in ihnen in genügender Menge vorhanden. In diesem Falle wirkte, wie wir gesehen haben, ein Zusatz von stickstoffhaltigen Salzen dahin, daß diese Zysten Schwärmer entwickelten.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn die Zysten vorher verdunkelt waren. Für Stoffe, die bei der im Dunkeln fortdauernden Atmung oxydiert wurden, konnte wegen des Mangels an Licht ein Ersatz durch Neubildung nicht wieder geschafft werden. Infolgedessen mußte sich im Dunkeln mit der Zeit ein Mangel an irgend welchen bestimmten organischen Stoffen fühlbar machen. Die zuletzt angeführten Versuche lehren uns, daß unter diesen Umständen derselbe Effekt, die Schwärmerbildung, wie vorhin durch einen Zusatz von Stickstoffsalzen, jetzt dadurch erreicht wurde, daß entweder durch Steigerung der Lichtintensität die Assimilation gefördert oder durch direkte Zuführung von Zucker der Mangel an organischen Stoffen beseitigt wurde.

Wurden den verdunkelten Zysten andererseits Nitrate, also anorganische Salze, zur Verfügung gestellt, so blieb die Wirkung, die hiernach bei vorher assimilierenden Zysten sich bemerkbar gemacht haben würde, aus. Nur wenn die Verdunkelung noch nicht allzulange (14 Tage etwa) gewährt hatte, traten auch im Dunkeln nach Zusatz $Ca(NO_3)_2$ einige Schwärmer auf. Aber die Zoosporenbildung war in diesem Fall doch äußerst gering besonders im Vergleich zu der außerordentlich lebhaften Entwicklung in den Kulturen, denen im Dunkeln

Rohrzucker oder Traubenzucker zugesetzt wurde. Vermutlich besaßen noch nach 14tägiger Verdunkelung noch einige Dauerzellen genügende Nahrungsstoffe, um auf den Reiz, den die Nitrate ausübten, reagieren zu können. Waren die Zysten länger im Dunkeln geblieben, so traten in stickstoffhaltigen Medien im Dunkeln keine Schwärmer mehr auf.

Daß der Effekt, den Rohrzucker und Traubenzucker auf die verdunkelten Zysten ausübten, keinesfalls eine Folge der Wasserentziehung aus den Zysten war, wie sie vielleicht durch die Konzentrationserhöhung des Mediums bedingt wurde, geht aus den hinsichtlich der Schwärmerbildung negativen Resultaten nach Zusatz von Nitraten zu Dunkelkuluren hervor. Ein besonderer Versuch, in dem ich durch Chlornatrium die gleichen osmotischen Verhältnisse im Außenmedium zu realisieren suchte, wie nach Zusatz von Rohrzucker, lieferte eine weitere Bestätigung hierfür.

Was die Auflösung des Carotins angeht, wenn vorher verdunkelte Zysten zur Schwärmerbildung schreiten, so fielen die Beobachtungen recht verschieden aus. Vielfach fand ich, daß bei einfacher Beleuchtung die Zellen nicht ergrünten, und daß die entstandenen Schwärmer vollständig rot aussahen. In anderen Fällen war eine schwache Auflösung des Carotins doch eingetreten. Ebenso unregelmäßig war die Ergrünung nach Zusatz von Rohr- und Traubenzucker.

Einfluß der Temperatur.

Auch der Einfluß der Temperatur ist für die Schwärmerbildung der Haematococcuszysten von Bedeutung.

Erfolgen kann die Bildung der Schwärmer noch in sehr niedriger Temperatur. In Kulturen, die ich am 29. November 1906 auf dem Balkon im Freien ansetzte, konnte ich am 7. Dezember Schwärmer beobachten, als die Temperatur nachts schon fast bis zum Nullpunkt gefallen war. Wie bei Vaucheria (Klebs 1896, pag. 44) und bei Oedogonium pluviale, so wirkt auch bei Haematococcus niedrige Temperatur dahin, daß die Schwärmerbildung erst später auftritt, als wie sie bei sonst gleichen Verhältnissen in höherer Temperatur eingetreten wäre. So wurden in den Kulturen im November im Freien erst nach 8 Tagen die ersten Schwärmer beobachtet, während in entsprechenden Kulturen im Südfenster bei Zimmertemperatur bereits nach 3 Tagen die Zoosporen aufs lebhafteste herumschwärmten.

Frost schadet den Zysten nichts. In zwei Kulturen auf dem Balkon war Mitte Dezember die ganze Kulturflüssigkeit durch und durch gefroren. Als ich die Kulturen allmählich auftaute und darauf ins Süd-

fenster bei Zimmertemperatur stellte, war bereits am anderen Tage lebhafteste Schwärmerbildung eingetreten. Die Schwärmer mußten infolge der Temperaturerhöhung neu gebildet sein, da ich am Tage, ehe in den Kulturen Eisbildung eintrat, keinen Schwärmer darin fand. Aus diesen Versuchen möchte ich noch nicht darauf schließen, daß unter allen Umständen eine Überführung der Zysten aus niederer in höhere Temperatur Schwärmerbildung veranlaßt. Denn nach allen Erfahrungen ist anzunehmen, daß in den erwähnten Kulturen auch in niederer Temperatur mit der Zeit die Sporenbildung erfolgt wäre, wenn nicht die Eisbildung infolge des Frostes den Vorgang sistiert hätte.

Das Temperaturmaximum für die Schwärmerbildung muß etwa bei 27° C liegen. In 26° konnten Schwärmer noch entstehen, aber nicht mehr in lebhafter Weise. Im Thermostaten bei 30° fand in meinen Kulturen keine Schwärmerbildung mehr statt, während sie in Kontrollkulturen bei Zimmertemperatur eingetreten war. Ihre Fähigkeit, Zoosporen zu bilden, verlieren die Zysten in einer Temperatur von 30—34° nicht. Der Eintritt der Zoosporenbildung ist bei dieser Temperatur nur gehemmt. Sobald Wasser- oder Nährlösungskulturen, in denen bei niedriger Temperatur Zoosporenbildung eingetreten wäre, aus einer Temperatur von 33—34° C wieder in Zimmertemperatur gebracht werden, so erfolgt Schwärmerbildung. Sehr viele Versuche bestätigen dies. Erst bei längerer Einwirkung höherer Temperatur greifen Veränderungen in den Zellen Platz, so daß dann bei einfacher Temperaturerniedrigung keine Schwärmer mehr gebildet werden können. Bei Kulturen, die ich am 12. Dezember in Wasser und Nährlösungen in höhere Temperatur (33 –34°) anstellte, war dieser Zustand nach 8 Tagen erreicht. Bei einer gleichen Versuchsreihe, die ich am 21. Dezember in den Thermostaten stellte, beobachtete ich sogar noch nach 16 Tagen bei einfacher Temperaturerniedrigung auf Zimmertemperatur (15—20°) Schwärmer.

Später genügte eine einfache Verminderung der Temperatur nicht mehr, um die Schwärmerbildung zu veranlassen. Wohl aber traten noch nach 16tägiger Kultur bei 34° C Schwärmer auf, wenn die Kulturen bei Zimmertemperatur belichtet wurden und auch in den Kulturen, in denen im Dunkeln nach Überführung in Zimmertemperatur keine Schwärmer mehr entstanden waren, konnte dieser Prozeß durch Belichtung veranlaßt werden. Bei allzu langem Aufenthalt der Zysten in höherer Temperatur gelingt es schließlich dann auch nicht mehr im Licht bei gleichzeitiger Temperaturerniedrigung den Prozeß anzuregen. Nach meinen Versuchen schädigt eine länger als 32 Tage dauernde Einwirkung von 34° C die Zysten so, daß sie nicht mehr imstande sind, auf die genannten Mittel hier zu reagieren.

Schwärmerbildung in destilliertem Wasser.

Das Auftreten der Schwärmer in dem Fall, daß Zysten aus alter Aquariumsflüssigkeit in destilliertes Wasser übertragen wurden, bedarf noch näherer Erörterung. Da das alte Aquariumwasser lange Zeit gestanden hatte und infolgedessen nur wenig Luft und Sauerstoff enthielt, so wäre es denkbar, daß vielleicht der Anlaß für die Sporenbildung in dem größeren Reichtum des destillierten Wassers an Luft zu suchen ist. Das scheint mir jedoch schon deshalb nicht der Fall zu sein, weil auch die Zysten in der Kulturflüssigkeit bei der Verteilung in die Dosen mit neuem Sauerstoff in Berührung kamen. Die Kulturflüssigkeit wurde mehrfach durch ein doppeltes Filter und durch Watte filtriert. Bei dieser Prozedur erfolgte die Filtration fast tropfenweise, so daß sicherlich eine ganze Menge Luft von der Kulturflüssigkeit aufgenommen wurde. Ein besonderer Versuch bestätigte meine Annahme von der Unwirksamkeit einer bloßen Sauerstoffzufuhr. Durch eine Kultur, die mit Aquariumsflüssigkeit am 1. Oktober angesetzt wurde, und in der bald die geringe anfängliche Schwärmerbildung aufgehört hatte, ließ ich am 16. Oktober etwa 18 Stunden lang tüchtig Luft durchsaugen. Am 18. Oktober fand ich keine einzige bewegliche Schwärmspore; alle Zysten waren unverändert.

Ich möchte annehmen, daß die Verhältnisse hier ähnlich liegen, wie ich sie vorhin bei Oedogonium pluviale auseinandergesetzt habe. Vielleicht schreiten die Zysten nach der Übertragung in destilliertes Wasser deshalb zur Teilung, weil gewisse hemmende Stoffe, die sich in dem Aquariumswasser infolge der Entwicklung von Bakterien und anderen Organismen angesammelt haben, aus ihrer Umgebung entfernt werden. Solange die Zysten sich im Aquariumwasser befinden, machen diese hemmenden Stoffe eine selbständige Weiterentwicklung, ohne das andere äußere Mittel zur Anwendung kommen, unmöglich. Nach der Übertragung in destilliertes Wasser steht der Weiterentwicklung der Zysten nichts mehr im Wege, die Lebensprozesse werden unter den neuen Lebensbedingungen wieder aufgenommen, und dadurch werden im Innern der Zysten Verhältnisse realisiert, die eine Teilung und eine Verwandlung des Zysteninhaltes in Schwärmer bedingen.

Eine nur geringe Verdünnung des alten Aquariumwassers durch destilliertes Wasser genügte noch nicht, um Zoosporenbildung zu bewirken. Wenn ich Dosenkulturen, die 10 ccm alte Kulturflüssigkeit enthielten, 1 ccm destilliertes Wasser zusetzte, erhielt ich niemals Schwärmer. Ich hebe das deshalb hier besonders hervor, um dem Einwande zu begegnen, daß in den Fällen, wo Schwärmer nach Zusatz

von $^1/_2$—1 ccm Nährsalz- oder Zuckerlösung auftraten, die Verdünnung der alten Kulturflüssigkeit und nicht die Steigerung des Nährsalz- oder Zuckergehaltes wirksam gewesen wären.

Andrerseits kann durch besondere äußere Mittel (Zusatz von Nitraten, Beleuchtung) erreicht werden, daß die Stoffwechselprozesse in den Zysten in dem Maße gefördert werden, daß die hindernde Wirkung der hemmenden Substanzen im Außenmedium nicht zur Geltung kommt.

Werden diese Hemmungsprodukte in zu großer Menge angehäuft, so ist es schließlich auch nicht mehr möglich, durch besondere Mittel die Schwärmerbildung in der alten Kulturflüssigkeit zu veranlassen. Erst bei gleichzeitiger Übertragung in neues Wasser kann unter diesen Umständen die Weiterentwicklung der Zysten vor sich gehen. Das lehrte das Verhalten der Kulturen, die ich in der Hoffnung ansetzte, mit ihnen die Dauer der Verdunkelung feststellen zu können, die nötig ist, um Zysten in den Stand zu setzen durch Schwärmerbildung auf den Reiz erneuter Beleuchtung zu reagieren. Anfang November 1906 hatte ich Zysten in erneuertem Aquariumwasser in Dosen verteilt und die Dosen ins Helle gesetzt. Da ich die kleinen Kulturen zu lange (über 2 Monate) stehen ließ, hatten sich reichlich Bakterien in dem Wasser entwickelt. Als ich die Kulturen Anfang Januar 1907 verdunkelte, gelang es mir auch nach dreiwöchentlicher Verdunkelung nicht, durch einfache neue Belichtung die Zysten zur Sporenbildung zu bringen. Erst als ich gleichzeitig die Zysten aus dem Dunkeln ins Licht und in destilliertes Wasser brachte, reagierten sie in der gewünschten Weise. Eine einfache Übertragung der Zysten in destilliertes Wasser genügte nach der langen Aushungerung der Zysten im Dunkeln nicht mehr, um ohne Mitwirkung des Lichtes die Schwärmerentwicklung herbeizuführen. Andrerseits wurden aber auch im Dunkeln nach Übertragung der Zysten in destilliertes Wasser Zoosporen gebildet, wenn die Zysten vorher einige Tage in der alten verunreinigten Kulturflüssigkeit im Hellen gestanden hatten. Nach der genügenden Kräftigung der Zysten infolge erneuter Belichtung genügte in diesem Fall die Entfernung der hemmenden Stoffe aus der Umgebung.

Die wichtigsten Resultate, die ich hinsichtlich des Einflusses der äußeren Bedingungen auf die Schwärmerbildung der Zysten von Haematococcus pluvialis erhalten habe, lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen.

Wenn die Zellen von Haematococcus pluvialis sich in ausgefaultem Wasser enzystiert haben, so können die Zysten zur Produktion von Schwärmsporen entweder durch einen Znsatz stickstoffhal[redacted] Salze

(Nitrate, Nitrite, Ammoniumsalze) zur alten Flüssigkeit oder durch Übertragung in destilliertes Wasser veranlaßt werden.

Werden die Zysten eine Zeitlang verdunkelt, so tritt die Schwärmerbildung nach erneuter Belichtung der Zysten ein. Die Wirkung des Lichtes läßt sich in diesem Fall durch Zuführung organischer Substanzen, wie Rohrzucker und Traubenzucker, ersetzen.

Zusatz stickstoffhaltiger Salze hat bei lange verdunkelten Zysten nicht mehr denselben Effekt wie bei Zysten, welche sich im Hellen aufgehalten haben. Wenn die Schwärmerbildung durch Frost oder höhere Temperatur gehemmt wird, so kann in einem Fall nach Steigerung, im anderen Fall nach Verminderung der Temperatur die Sporenbildung erfolgen. Das Auftreten der Schwärmer nach Übertragung der Zysten aus altem Wasser in destilliertes Wasser hat seinen Grund vermutlich in der Entfernung gewisser hemmender Stoffe aus der Umgebung der Zysten und nicht in der Zuführung von Luft zu den Zysten.

Allgemeine Betrachtungen.

Die Hauptfrage, um die es sich bei der Untersuchung in erster Linie handelte, die Frage danach, ob die Bedeutung der anorganischen Nährsalze für die Zoosporenbildung auf den für die Ernährung der Algen wichtigen chemischen Eigenschaften der Salze beruhe, oder ob die Salze bloß als osmotisch wirksame Stoffe für die Zoosporenbildung in Betracht kommen, ist bis zu einem bestimmten Grade wenigstens für zwei Algen, Oedogonium pluviale und Haematococcus pluvialis, gelöst worden.

Wenn wir sehen, daß nach Veränderungen des Nährsalzgehaltes im umgebenden Medium bei den beiden genannten Algen Zoosporen entstehen, so haben wir es dabei vermutlich nicht mit den Wirkungen rein physikalischer Agentien zu tun. Wenigstens machen es die Experimente, die ich in den einzelnen Fällen zur Analyse des Prozesses angestellt habe, sehr wahrscheinlich, daß vielmehr die Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Mediums, wie sie bei Anwendung der genannten Mittel realisiert wurden, als die äußere Veranlassung der Zoosporenbildung angesehen werden müssen. Keinesfalls sind zunächst Änderungen im osmotischen Druck des Mediums die wesentlichen Faktoren, wenn einmal die Zysten von Hämatococcus und die im destillierten Wasser kultivierten Ödogonien durch Steigerung des Nährsalzgehaltes und andererseits die Odogonien, die in Knopscher Nährlösung erzogen sind, durch eine Verminderung des Salzgehaltes zur Zoosporenbildung veranlaßt werden. Im ersten Falle ist es durch-

aus nicht gleichgültig, durch welche Nährsalze die Steigerung des Salzgehaltes herbeigeführt wird. Die Schwärmerbildung der Hämatococcuszysten vermag nur dann einzutreten, wenn den Zystenzellen Stickstoffsalze zur Verfügung gestellt werden. Steigerung im Gehalt an Phosphaten oder an Magnesiumsulfat sind hinsichtlich der Schwärmerbildung bei diesen Zysten ohne Effekt. Anders bei Oedogonium pluviale. Bei dieser Alge kommt es vermutlich nur darauf an, daß die stärkereichen Ödogonien in ein Medium gebracht werden, in dem ihnen Magnesiumsulfat in Verbindung mit Kalium- und Kalziumsalzen geboten wird. In Lösungen anderer Substanzen, wie Rohrzucker, Chlornatrium, Natriumphosphat, Natriumnitrat, Kaliumphosphat usw., bei deren Anwendung dieselben osmotischen Verhältnisse im Außenmedium realisiert wurden, bildeten bei meinen Versuchen Fäden von Oedogonium pluviale, welche in destilliertem Wasser kultiviert worden waren, keine Zoosporen.

Dementsprechend brauchte auch die Entziehung der Nährsalze im anderen Fall bei Oedogonium pluviale nicht von Veränderungen im osmotischen Druck des umgebenden Mediums begleitet zu sein. Eine Entfernung der Nitrate und Phosphate genügte zur Erregung des Prozesses, auch dann, wenn der Gehalt der Nährlösung an den übrigen Salzen so gesteigert wurde, daß der osmotische Druck der nitrat- und phosphatfreien Lösung derselbe war wie in der ursprünglichen Normallösung.

Die Bedeutung der Nährsalze für die Zoosporenbildung bei Haematococcus pluvialis und bei Oedogonium pluviale ist demnach in ihren chemischen Eigenschaften begründet, die allein schon hinreichen, um auch ohne gleichzeitige Änderungen im osmotischen Außendruck den uns interessierenden Prozeß zu veranlassen.

Es ist anzunehmen, daß das Gesagte im wesentlichen auch für andere Algen gilt, die auf Veränderungen im Nährsalzgehalt der Umgebung in ähnlicher Weise reagieren.

Wie ich bereits früher hervorgehoben habe, ist es in den Fällen, wo nach den Angaben von Klebs bei Oedogonium capillare und Vaucheria clavata eine Steigerung des Nährsalzgehaltes der Umgebung die Zoosporenbildung veranlaßt, notwendig, daß die Versuche im Licht angestellt werden. Da die Algen im Dunkeln unter sonst gleichen Verhältnissen keine Schwärmer entwickeln, müssen wir annehmen, daß auch hier in einem Wechsel der Ernährungsverhältnisse im Außenmedium die Veranlassung zur Zoosporenbildung, die Bedeutung der Nährsalze also in ihren chemischen Eigenschaften zu suchen ist. Andrerseits sehen wir aus der Notwendigkeit der Gegenwart von Licht, daß die

Wirkungsweise der Nährsalze auf diese zuletzt genannten Algen anderer Art sein muß als bei Oedogonium pluviale und Haematococcus, bei denen eine Steigerung der Nährsalze auch im Dunkeln zur Zoosporenbildung die Anregung geben kann.

Ich habe bereits erörtert, daß auch die Entfernung der anorganischen Salze aus der Umgebung für andere Algen in ähnlicher Weise wie bei den von mir untersuchten Formen insofern wirksam sein könnte, als bestimmte chemische Substanzen den Algen entzogen werden. Dafür, daß die Entziehung bestimmter einzelner Komponenten der Nährlösung genügt, um Zoosporenbildung auszulösen, stellt Oedogonium pluviale das einzige bisher einigermaßen sicher erforschte Beispiel dar.

Es ist mit Sicherheit anzunehmen und wird bereits durch gelegentliche Beobachtungen anderer Autoren wahrscheinlich gemacht, daß auch bei anderen Algenformen sich ähnliche Resultate werden nachweisen lassen. So gibt Benecke (1898, pag. 89) an, daß Vaucheria-Keimlinge durch Entziehung der Nitrate bei Gegenwart von Phosphaten zur Bildung von Geschlechtsorganen veranlaßt werden konnten. Ferner tritt nach Benecke bei Mougeotia glyptosperma d. By und Staurospermum viride Kg. Kopulation bei Kultur in stickstoffreien Lösungen ein. Leider stand mir geeignetes Material nicht in hinreichender Menge zur Verfügung, als daß ich auch bei anderen Algen die Frage hätte eingehend prüfen können. Nur einige Beobachtungen möchte ich an dieser Stelle mitteilen, die ich gelegentlich an Vaucheria repens machte. Als ich Teile eines Vaucheria-Rasens, der bei mäßigem Licht in 0,5 %iger Knopscher Nährlösung kultiviert war, in destilliertes Wasser, in 0,5 %ige phosphorfreie (B) Lösung und 0,5 %ige stickstoffreie (A) Lösung und zur Kontrolle in Knopsche Nährlösung überführte, ohne die Lichtintensität zu vermindern, konnte ich in dem destillierten Wasser und in der phosphorfreien Lösung Zoosporen beobachten, nicht aber in der Nährlösung und in der stickstoffreien Lösung. Nach einigen Tagen teilte ich den Rasen, der in stickstoffreie Lösung übertragen war, und brachte ihn in phosphorfreie Lösung. Wieder wurden in der zuletzt genannten Lösung Zoosporen gebildet. Die Versuche wurden mit dem Rest des Vaucheria-rasens mit demselben Resultat wiederholt. Demnach scheint es zu genügen, um bei Vaucheria repens Zoosporenbildung zu veranlassen, der in Nährlösung kultivierten Alge den Phosphor zu entziehen, ohne daß der Druck der Lösung vermindert zu werden braucht. Stickstoffentzug scheint nicht von gleicher Wirkung zu sein. Sollte sich das Resultat bestätigen, so hätten wir mit Rücksicht auf die vorhin zitierte Angabe Beneckes das Resultat, daß die Entfernung des Phosphors die

die ungeschlechtliche, die des Stickstoffs die geschlechtliche Fortpflanzung von Vaucheria repens veranlaßt. Meine Versuche sind insofern nicht exakt, als der Vaucheria-Rasen nicht ganz rein war. Es war nicht möglich, die anhaftenden Erdteilchen zu entfernen, ohne die Fäden stark zu verletzen.

Noch in einer weiteren Hinsicht scheinen mir meine Ergebnisse über die Bedeutung der Nährsalze einiges Interesse zu verdienen. Es ist bisher nur in wenigen Fällen an pflanzlichen Objekten beobachtet worden, daß dann, wenn der Gehalt an bestimmten Nährsalzen, die für das gesamte Leben der Pflanzen von Bedeutung und unentbehrlich sind, im umgebenden Medium gesteigert oder vermindert wird, unter Umständen bestimmte formative Effekte ausgelöst werden können.

Auf die Angaben Beneckes, daß bei einem Mangel an Stickstoff die geschlechtliche Fortpflanzung bei gewissen Algen befördert wird, habe ich hingewiesen. Ein Mangel an Phosphaten übte nicht die gleiche Wirkung aus. Bekannt ist ferner auch das „Etiolement aus Stickstoffhunger", die Erscheinung, daß bei einigen niederen Pflanzen Wachstumsvorgänge ausgelöst werden, wenn sich ein Mangel an Stickstoffsalzen in der Umgebung fühlbar macht. Benecke beobachtete, daß Algen (Vaucheria, Cladophora, Conjugaten) in stickstofffreien Lösungen ein größeres Längenwachstum erfuhren, als in normalen Nährlösungen. Auch bei Brutknospen von Lunaria und Thallusstücken von Riccia wurde das Wachstum gefördert, wenn Stickstoff nicht vorhanden war. Die Erscheinung, daß nur bestimmte Teile der Pflanzen durch eine mangelhafte Stickstoffernährung zu besonderen Wachstumsvorgängen angeregt werden, haben wir vor uns, wenn nach den Beobachtungen Beneckes Lebermoose in stickstoffreien Lösungen ungewöhnlich lange Rhizoiden ausbilden. Neuerdings fand Schoene (1906), daß auch bei der Keimung der Sporen von Funaria in stickstoff- und phosphorfreien Nährlösungen das Wachstum der Rhizoiden im Verhältnis zu ihrer normalen Ausbildung bedeutend gesteigert wurde.

Wurde in allen diesen Fällen von Stickstoffetiolement ein normaler Lebensprozeß in einer für die Pflanze anormalen Weise gefördert, so lehren meine Versuche mit Oedogonium pluviale und ebenso auch Beneckes Angaben über die geschlechtliche Fortpflanzung, daß unter Umständen auch normale Lebensvorgänge, wie die Zoosporenbildung oder die geschlechtliche Fortpflanzung, infolge einer Verminderung der Ernährung durch bestimmte Nährsalze eintreten können. Entziehe ich den in der Knopschen Nährlösung kultivierten Ödogonien die für das

Leben der Alge unentbehrlichen Stickstoff- und Phosphorsalze, so erfolgt auf diesen Wechsel in der Ernährung hin die Zoosporenbildung.

Andererseits zeigen meine Versuche, daß unter bestimmten Bedingungen auch eine Steigerung der allgemein für das Leben der Pflanzen wichtigen Nährsalze, ebenfalls eine normale formative Reaktion seitens der Algen veranlassen kann. Die Zysten von Hämatococcus ließen sich, wie wir gesehen haben durch Stickstoffsalze, Oedogonium pluviale durch Magnesiumsulfat in Verbindung mit Kalium- und Kalziumsalzen zur Entwicklung von Schwärmersporen veranlassen. Also in beiden Fällen war die äußere Veranlassung eine Vermehrung von Salzen im Außenmedium, die für die normalen und vegetativen Lebensprozesse der beiden Algen unbedingt notwendig sind. Auch in dieser Hinsicht sind bereits einige Beobachtungen bekannt, aus denen hervorgeht, daß bestimmte Gestaltungsprozesse durch die Gegenwart bestimmter Nährsalze veranlaßt werden können. Klebs beobachtete bei Saprolegnia mixta, daß unter sonst günstigen Bedingungen die Bildung von Antheridien durch den Zusatz von Phosphaten zum Nährsubstrat des Pilzes in hohem Grade gefördert wird, während es bei einem Mangel dieses Salzes überhaupt nicht zur Bildung der männlichen Geschlechtsorgane dieses Pilzes kommt. Auch eine Beobachtung von Laage (1907) ist hier ebenfalls zu nennen, wonach die Sporen von Pteris aquilina dadurch zum Austreiben normaler Keimschläuche veranlaßt werden, daß ihnen Nitrate in hinreichender Menge geboten werden.

Auf ähnliche Erfahrungen auf zoologischem Gebiete, die Herbst durch umfassende Versuche mit Echinidenlarven gewonnen hat, möchte ich in diesem Zusammenhange nur hinweisen, ohne auf die interessanten Resultate näher einzugehen.

Neben dem Gehalt des umgebenden Mediums an Nährsalzen kommt dem Licht große Bedeutung für die Zoosporenbildung zu.

Wir haben bei Oedogonium pluviale gesehen, daß eine Verminderung der Lichtintensität die Zoosporenbildung veranlassen kann bei Fäden, die durch Kultur in destilliertem Wasser reich an Reservestoffen geworden sind. Auch für andere Algen (Vaucheria repens. clavata, Oedogonium capillare) ist die gleiche Wirkung geschwächter Lichtintensität bekannt.

Auf Grund der Tatsache, daß die Entziehung der rotgelben Strahlen des Spektrums vollkommen zur Auslösung der Zoosporenbildung genügt und in dieser Hinsicht wirksamer ist als der Entzug der blauen Lichtstrahlen, vermutet Klebs, daß die Erregung der Zoosporenbildung mit dem Stillstand der Assimilation in irgend einem

Zusammenhang stehe. Einen (plötzlichen) direkten äußeren Reiz stellte aber die plötzliche Hemmung der Assimilation jedenfalls nicht dar; wenigstens bildete nach Klebs (1896, pag. 36) Vaucheria keine Zoosporen, wenn durch Kultur in kohlensäurefreier Luft die Kohlenstoffassimilation äußerst stark reduziert wurde. Dieser Autor meint deshalb (1896, pag. 37), „daß durch die Lichtentziehung noch andere Prozesse in Mitleidenschaft gezogen werden, welche dann erst die Vermehrung herbeiführen. . . . Solche andere Prozesse, die von Licht beeinflußt werden, könnten z. B. chemische Umwandlungen des Zellsaftes sein, mit denen physikalische Veränderungen besonders solche seines osmotischen Druckes verbunden sind".

Für Oedogonium pluviale möchte ich annehmen, daß die Wirkung der Lichtentziehung darin besteht, daß die in den Zellen vorhandenen Reservestoffe im Dunkeln aufgelöst werden. Daß die angehäuften Assimilationsprodukte tatsächlich rasch verschwinden, wenn das Licht den Algen entzogen wird, habe ich früher hervorgehoben. Die Verdunkelung bleibt hinsichtlich der Zoosporenbildung ohne Wirkung bei Fäden, die in Nährlösung kultiviert sind und keine Reservestoffe enthalten. Andrerseits können dieselben Fäden, die nach Verdunkelung Zoosporen bilden, dies auch im Licht tun, also bei fortgesetzter Assimilation, wofern ihnen die nötigen Nährsalze zur Verarbeitung der Reservestoffe zugänglich gemacht werden.

Für die anderen Fälle, in welchen infolge von Verdunkelung Zoosporen entstehen, scheint mir diese für Oedogonium pluviale geäußerte Annahme nicht immer zutreffend zu sein. Die betreffenden Algen (s. o.) vermögen auf Abschwächung der Belichtung auch dann mit Zoosporenbildung zu reagieren, wenn keine Reservestoffe in ihnen aufgehäuft sind, z. B. wenn die Algen in Nährlösung kultiviert wurden.

Anders als Oedogonium pluviale verhalten sich die Zysten des Haematococcus pluvialis dem Einfluß des Lichtes gegenüber. Durch eine Herabsetzung der Lichtintensität werden sie im Gegensatz zu vielen anderen Algen nicht zur Bildung von Zoosporen angeregt.

Dagegen ist bei ihnen in einer Steigerung der Lichtintensität ein Mittel gegeben, um nach vorangehender Verdunkelung der Zysten diese zur Schwärmerbildung zu veranlassen. Ähnlich wie bei den Zysten von Haematococcus wirkt, wie die Versuche von Klebs (1896, pag. 148) lehrten. auch bei Hydrodictyon utriculatum unter Umständen eine Steigerung der Lichtintensität dahin, daß die im Dunkeln aufbewahrten Netze in Licht übergeführt zur Zoosporenbildung schreiten. So wurde Schwärmerbildung von Klebs beobachtet, wenn alte Wasserkulturen von Hydro-

dictyon, die im Dunkeln gestanden hatten, ohne daß das Medium gewechselt wurde, belichtet wurden. Besonders intensiv war die Wirkung der Steigerung der Lichtintensität, wenn die Netze vor der Verdunkelung in Wasser sich in Nährlösung aufgehalten hatten.

Interessant und wichtig ist es, daß die Wirkung des Lichtes auf beide Algen hinsichtlich der Zoosporenbildung keine spezifische ist, sondern durch geeignete andere Mittel ersetzt werden kann. Von Hydrodictyon gibt Klebs (1890, pag. 359) an, daß die Netze auch im Dunkeln nach Entfernung der Nährsalze aus ihrer Umgebung Zoosporen bilden können, wenn die Algen in Maltoselösungen gebracht werden.

Ähnlich verhält sich Haematococcus. Auch lange Zeit über verdunkelte Zysten sind imstande, Schwärmer auszubilden, sobald ihnen Rohrzucker oder Traubenzucker zur Verfügung gestellt wird.

Im Hinblick auf diese Tatsache, daß sich auch bei Haematococcus die Wirkung des Lichtes durch Kohlehydrate ersetzen läßt, können wir uns der Ansicht anschließen, die Klebs (1896, pag. 149) hinsichtlich der Bedeutung des Lichtes für die Zoosporenbildung von Hydrodictyon äußert: „daß das Licht deshalb die Zoosporenbildung mit bedingt, weil es bei der Erzeugung eines Kohlehydrates mitwirkt".

Für die Wirkung des Lichtes wurde durch die organischen Substanzen ein vollständiger Ersatz geschaffen. Ich betone diese Tatsache im Hinblick darauf, daß in einigen Fällen, in denen nach Klebs die Bildung von Geschlechtsorganen (Vaucheria, Spirogyra) infolge starker Belichtung der Algen vor sich geht, das Licht sich nicht vollständig durch Zucker ersetzen ließ Bei den genannten Algen wirken Kohlehydrate nur dahin, daß der Prozeß in ihnen schon bei geringer Lichtintensität eintreten kann, als wenn keine derartigen Substanzen disponibel sind. Es gelang nicht, bei vollständiger Abwesenheit von Licht die Kopulation herbeizuführen. Und auch für Hydrodictyon (1890, pag. 380) gibt Klebs an, daß dann, wenn nach Zusatz von Rohrzucker Netze, die sich 14 Tage bis 4 Wochen im Dunkeln aufgehalten haben, geschlechtliche Gameten bilden, „die Dunkelkulturen lange nicht mit derjenigen Sicherheit gelingen wie die Lichtkulturen".

Scheint demnach das Licht noch in anderer Weise auf den Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung einzuwirken als bloß dadurch, daß es die Assimilation gestattet, so geht aus den Versuchen hervor, daß hinsichtlich der Bildung der ungeschlechtlichen Zoosporen das Licht nur insofern jedenfalls in Betracht kommt, als im Licht die Bildung neuer Assimilate stattfinden kann.

Auf Grund der bekannten äußeren Faktoren auch die inneren Umwandlungen, die bei der Zoosporenbildung in den Zellen vor sich gehen, mit Sicherheit zu erschließen, ist auch bei anderen Algen bis jetzt nicht gelungen. Wohl sind für manche Fälle intrazelluläre Veränderungen bekannt geworden, ob sie aber für die Bildung der Zoosporen wirklich wesentlich sind oder nicht, hat sich nicht entscheiden lassen. Man weiß ebensowenig, ob bei den verschiedenen äußeren Bedingungen, die die Zoosporenbildung herbeiführen, in allen Fällen sofort gleiche innere Veränderungen in den Zellen Platz greifen oder ob wenigstens die Bedingungen, welche in letzter Instanz als Veranlassung der Zoosporenbildung zu gelten haben und die als Reiz auslösende Faktoren — im eigentlichen Sinne des Wortes — in Betracht kommen, stets die gleichen sind.

In seiner Arbeit über „Probleme der Entwicklung“ diskutiert Klebs (1904) die Frage nach den ersten inneren Veränderungen in den Zellen bei der Zoosporenbildung an dem Beispiel von Vaucheria repens. Bei einem Vergleich der verschiedenen Methoden, die bei dieser Alge angewendet werden können, wenn Schwärmerbildung eintreten soll, ließ sich eine erste innere Veränderung, die in allen Fällen eintrat, nicht erkennen. Vielfach war sicherlich einer der ersten Vorgänge im Innern eine Verminderung der Konzentration des Zellsaftes, aber andererseits zeigte es sich, daß Zoosporen auch dann gebildet wurden, wenn Mittel zur Anwendung kamen, die eine Verdünnung des Zellsaftes sicherlich nicht zur Folge hatten. Ebenso kann bei Vaucheria repens als Wirkung, die allen äußeren Mitteln gemein ist, eine Erhöhung des Turgordruckes nicht in Betracht kommen, wie sie Ernst (1904, pag. 15) für die Sporenbildung der marinen Siphonen Vaucheria piloboloides[1]) als formative Bedingung annehmen zu müssen glaubt, da sich bei dieser Alge die Sporenbildung nur durch Verdünnung des Meerwassers erreichen ließ.

Auf Grund seiner Erfahrungen äußert Klebs (1904, pag. 499) die Vermutung: „daß für das Eintreten der Zoosporenbildung ein bestimmtes Konzentrationsverhältnis der im Zellsaft und Protoplasma gelösten Substanzen, vielleicht ein Verhältnis von anorganischen Salzen zu organischen Stoffen wesentlich wäre“. Diese Annahme läßt sich für

---

1) Bei anderen Meeresalgen scheint mir die Vermutung von Ernst nicht in allen Fällen zutreffend zu sein. Bei Bryopsis konnte ich die Bildung der geschlechtlichen Schwärmer nicht nur durch eine Verdünnung des Meerwassers erreichen, sondern umgekehrt auch dann, wenn ich die Konzentration des Meerwassers durch NaCl oder ähnliche Stoffe steigerte.

Haematococcus pluvialis und Oedogonium pluviale aufrecht erhalten. Es wäre sehr wohl denkbar, daß für den Eintritt der Zoosporenbildung ein bestimmtes Verhältnis der Konzentration von irgendwelchen im Zellsaft und Protoplasma gelösten Stoffen ausschlaggebend ist.

Die Regelung dieser Verhältnisse könnte bei den Nährlösungsödogonien, die relativ wenig für die Ernährung disponibele organische Reservestoffe enthalten, durch einen Entzug der Nitrate und Phosphate erfolgen. Bei den in destilliertem Wasser kultivierten und stärkereichen Ödogonien müßte eine Verringerung der organischen Reservestoffe eintreten. Der Verbrauch der Reservestoffe geht, wie wir gesehen haben, vor sich, einmal, wenn Nährsalze den Zellen zur Verfügung gestellt werden, und ferner nach Entziehung des Lichtes.

Ebenso können wir auch die Beobachtungen bei Haematococcus im Sinne der genannten Annahme auslegen. Zysten, die im Hellen gelebt haben und die vermutlich reichlich mit gewissen organischen Assimilationsprodukten oder Reservestoffen versehen sind, können durch Zuführung von Stickstoffsalzen, die zur Verarbeitung organischer Stoffe der genannten Art in der Zelle beitragen und so deren Konzentration vermindern, zur Schwärmerbildung veranlaßt werden. Umgekehrt liegen die Verhältnisse bei den Zysten, die im Dunkeln gelebt haben. Hier ist infolge der fortdauernden Atmung ein Mangel an gewissen wichtigen organischen Stoffen eingetreten. Erst wenn durch neue Belichtung oder durch Zuführung von Zucker dafür gesorgt wird, daß das Verhältnis der in Betracht kommenden organischen Substanzen zu den anorganischen Salzen wieder geregelt wird, können verdunkelte Zysten Zoosporen bilden. Eine Erhöhung der anorganischen Salze im Zellsaft der verdunkelten Zysten durch einen Zusatz von Nitraten zur Kulturflüssigkeit hat bei diesen Zellen, die relativ wenig von jenen bestimmten organischen Substanzen enthielten, keinen Effekt. Ebenso könnte durch Beleuchtung dann Zoosporenbildung veranlaßt werden, wenn eine einfache Temperaturerniedrigung in den Fällen schließlich unwirksam war, in denen die Zoosporenbildung in den Kulturen vorher durch höhere Temperatur (30—34 °) gehindert worden war. Es läßt sich vermuten, daß durch die hohe Temperatur der Verbrauch der Stoffe beschleunigt wurde. Solange der Gehalt an gewissen organischen Stoffen nicht unter eine bestimmte Grenze sank, konnte die Zoosporenbildung in diesen Kulturen, in denen bei gewöhnlicher Temperatur Zoosporen schon früher gebildet wären, vor sich gehen, sobald der hemmende Einfluß der höheren Temperatur beseitigt war. Als der Verbrauch der in Betracht kommenden organischen Stoffe zu weit fortgeschritten war, konnte erst

nach Beleuchtung, also nach Neubildung jener organischen Stoffe seitens der Zysten, die Wirkung der Kulturflüssigkeit einsetzen.

Sollten die eben dargelegten Vermutungen der Wirklichkeit entsprechen oder nahe kommen, so würden auch bei den von mir untersuchten Algen die inneren Veränderungen, die sich in den Zellen vor der Zoosporenbildung abspielen, quantitativer Art sein. Das quantitative Verhältnis von gewissen organischen und anorganischen Stoffen, die für die ganze Lebenstätigkeit der Zellen von größter Bedeutung sind, müßte in einer bestimmten Weise geändert werden, wenn der Inhalt der vegetativen Zellen sich in die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen verwandeln soll.

Diese Änderungen im Innern der lebenden Zellen müssen ihrerseits durch Veränderungen in der Außenwelt herbeigeführt werden. Wie bei allen von Klebs untersuchten Algen sind diese äußeren Veranlassungen, die den Eintritt der Zoosporenbildung bei Haematococcus pluvialis und Oedogonium pluviale anregen, „quantitative Veränderungen der für alle Gestaltungsprozesse wichtigen allgemeinen äußeren Bedingungen“. Ein bestimmtes spezifisches Mittel, das allein den Prozeß anregen und durch kein anderes ersetzt werden kann, existiert nicht. Es führen verschiedene Methoden: Steigerung des Nährsalzgehaltes, Entziehung des Lichtes oder der Nährsalze bei Oedogonium pluviale, Steigerung der Lichtintensität, Zuführung stickstoffhaltiger Salze bei Haematococcus und zweifellos auch noch andere Mittel zum gleichen Ziel. Je nach den vor Beginn der Experimente realisierten Wachstumsbedingungen wird man bald dies, bald jenes Mittel wählen müssen, um Zoosporenbildung hervorzurufen. Steigerung des Nährsalzgehaltes der Umgebung und Verdunkelung lösten bei Oedogonium pluviale den Prozeß nur dann aus, wenn die Fäden in destilliertem Wasser gewachsen sind, beide Mittel waren aber unwirksam, wenn die Algen vorher in Nährlösung kultiviert wurden. Entsprechend konnte bei Haematococcus Zoosporenbildung durch Zusatz von Stickstoffsalzen nur dann erzielt werden, wenn die Zysten vorher dem Licht ausgesetzt waren.

Kurze Zusammenfassung der Hauptresultate.

1. Bei Oedogonium pluviale und Haematococcus pluvialis sind die äußeren Bedingungen der Zoosporenbildung verschieden je nach den vorhergehenden Wachstumsbedingungen.

2. Die Bedeutung der anorganischen Nährsalze für die Zoosporenbildung beider Algen beruht in erster Linie auf ihren chemischen Eigenschaften.

3. Nach Aufenthalt in Knopscher Nährlösung bildet Oedogonium pluviale Zoosporen, wenn der Alge die Nitrate und Phosphate entzogen werden. Eine gleichzeitige Verminderung des osmotischen Druckes im Außenmedium ist in diesem Fall nicht nötig und auch nicht fördernd. Verdunkelung bewirkt bei Ödogonien, die in Nährlösung gewachsen sind, keine Zoosporenbildung.

4. Nach längerer Kultur in destilliertem Wasser bildet Oedogonium pluviale Zoosporen entweder nach Verdunkelung oder nach Übertragung in verdünnte Nährlösungen. Die Wirkung der Nährlösungen beruht auf ihrem Gehalt an $MgSO_4$, K u. Ca. Nitrate und Phosphate allein und miteinander kombiniert können die Nährlösung nicht ersetzen. Bei Kultur in destilliertem Wasser speichern die Fäden von Oedogonium pluviale enorm viel Reservestärke, die nach Verdunkelung und nach Überführung der Fäden in Nährlösung wieder aufgelöst wird.

5. Nach Kultur in Rohrzuckerlösung bildet Oedogonium pluviale Zoosporen, wenn die Zuckerlösung durch verdünnte Knopsche Nährlösung ersetzt wird.

6. Dauerzysten von Haematococcus pluvialis, die in ausgefaultem, altem Wasser im Hellen gelebt haben, entwickeln Schwärmsporen, wenn sie in destilliertes Wasser übergeführt werden oder wenn ihnen geeignete Stickstoffsalze (Nitrate, Nitrit, Ammoniumsalze) zur Verfügung gestellt werden. Licht ist in diesen Fällen nicht notwendig, damit der Prozeß eintritt, erhöht jedoch die Intensität desselben wesentlich.

7. Zysten von Haematococcus pluvialis, welche längere Zeit über verdunkelt waren, schreiten zur Schwärmerbildung, wenn sie wieder beleuchtet werden oder wenn ihnen Zucker (Rohrzucker oder Traubenzucker) dargeboten wird.

Literatur.

Benecke, W., Über Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898, pag. 83—96.

Blochmann, F., Über eine neue Hämatococcusart. Habilitationsschrift. Heidelberg 1886.

Bütschli, O., Dr. H. G. Bronns, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Mastigophora. Leipzig u. Heidelberg 1883—87.

Cohn, F., Nachträge zur Naturgeschichte des Protococcus pluvialis Kütz. Verh. der Kaiserl. Leop. Carol.-Akad. d. Naturf., XIV, 1850, Abt. II, pag. 607—965.

Ernst, A., Siphoneen-Studien III. Zur Morphologie und Physiologie der Fortpflanzungszellen der Gattung Vaucheria D. C. Beih. zum botan. Zentralbl. 1904, XVI, 3, pag. 1—16.

Franck, T., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Bot. Ztg. 1904.

Freund, H., Über die Gametenbildung bei Bryopsis. Beih. zum botan. Zentralbl. 1907, XXI, Abt. I, pag. 55—59.

Herbst, C., Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. III. Teil. Die Rolle der notwendigen anorganischen Stoffe. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen 1904, XVII, pag. 305—520.

Hirn, K. E., Monographie und Ikonographie der Oedogoniaceen. Helsingfors 1900.

Livingston, B. E., On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae. Bot. Gaz. 1900, XXX, pag. 289—316.

Ders., Further notes on the physiology of polymorphism in green algae. Bot. Gaz. 1901, XXXII, pag. 292—302.

Klebs, G., Über die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Ein Beitrag zur Physiologie der Fortpflanzung. Flora 1890, LXXIII, pag. 351—410.

Ders., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

Ders., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1900, XXXV.

Ders., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

Ders., Über Probleme der Entwicklung. III. Biol. Zentralbl. 1904, XXIV, No. 14—19.

Kohl, F. G., Untersuchungen über das Karotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. Leipzig 1902.

Küster, E., Vermehrung und Sexualität bei den Pflanzen. Leipzig 1906.

Laage, A., Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Beih. zum bot. Zentralbl. 1907, XXI, pag. 76—115 oder Dissertation zu Halle.

Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I, Jena 1904; Bd. II, Jena 1905.

Pascher, A., Über die Reproduktion bei Stigeoclonium nudiusculum und Stigeoclonium spez. Archiv f. Hydrobiol. u. Planktonkunde 1906, I, pag. 433—438.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. I. Leipzig 1897.

Schoene, K., Beiträge zur Kenntnis der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden. Flora 1906, Bd. XCVI, pag. 276—321.

Strasburger, E., Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jena 1878.

Walz, S., Beitrag zur Kenntnis der Zoosporenbildung bei den Algen. Bot. Ztg. 1868, XXVI, pag. 496—502.

Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen.

Von **Helene Woronin** geb. **Wesselowska.**

(Mit 72 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Im Jahre 1874 wurde die Botanik durch eine besonders interessante Entdeckung von Farlow[1]) bereichert, welcher bei Pteris Cretica und Aspidium filix mas Apogamie fand. Durch spätere Beobachter: de Bary, Heim[2]), Stange[3]) und viele andere wurde die Zahl der apogamen Farne sehr vermehrt; man hat diese Erscheinung bei verschiedenen Familien gefunden (Polypodiaceen, Osmundaceen, Hymenophyllaceen). Die Apogamie bietet sehr interessante cytologische Probleme, welche jetzt viele Naturforscher beschäftigen: es sei z. B. auf die Arbeiten von Farmer[4]) und Strasburger[5]) verwiesen.

Vor einigen Jahren hat Goebel Apogamie bei Pellaea nivea gefunden. Bei Notochlaena Eckloniana, Pellaea tenera, Pellaea flavens und Notochlaena sinuata habe ich sie jetzt beobachtet. Mit diesen Arten, wie auch mit dem auf Dominica gesammelten Trichomanes Kraussii, bei welchem Goebel[6]) Apogamie und Aposporie fand, habe ich darauf nähere Untersuchungen angestellt. Ich verfolgte bei ihnen die genaue Entwicklung der Keimpflanze und bei Trichomanes Kraussii auch diejenige der Antheridien und die Ausbildung des Prothalliums, welches vorzugsweise aus Flächen besteht, die immer ihren Ursprung aus einem Faden nehmen. Ich stellte auch verschiedene physiologische Versuche an, deren Ergebnisse ich in vorliegender Arbeit schildern werde.

Diese Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institute zu München unter der Leitung von Herrn Professor Goebel ausgeführt. Für die in jeder Beziehung freundliche Hilfe und den stets bereitwilligen Rat, wie für das mir zur Verfügung gestellte Material sage ich Herrn Professor Goebel meinen herzlichsten Dank.

---

1) Farlow, Über ungeschlechtliche Erzeugung von Keimpflänzchen an Farnprothallien. Bot. Ztg. 1874.

2) Heim, Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.

3) Stange, Über Farnkulturen und die bei denselben beobachtete Apogamie. Gesellsch. f. Bot. zu Hamburg 1886.

4) Farmer, Bretland and Digby, Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Journal of Botany 1907, pag. 161.

5) Strasburger, Apogamie bei Marsilia. Flora 1907.

6) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimorphum. Flora 1905, pag. 243.

Trichomanes Kraussii.

I. Gesamtgestaltung des Prothalliums.

Wenn man eine Kultur von Tr. Kraussii betrachtet, sieht man viele zarte Prothalliumflächen über das Substrat sich hervorheben, welche die seitlichen Auszweigungen des dem Substrat anliegenden fadenförmigen Prothalliums sind.

Die Fäden wie die Flächen des Prothalliums zeigen eine sehr reichliche Verzweigung (Fig. 1); manchmal trägt jede Zelle des Prothalliumfadens einen lateral sitzenden Prothalliumfaden, eine Fläche, ein Rhizoid oder Antheridium, und auch die Randzellen der Flächen sind mit allen diesen Gebilden versehen. Bei näherer Untersuchung sieht man, daß jede Fläche aus einem Faden ihren Ursprung nimmt, indem eine Zelle des Fadens sich der Länge nach teilt (Fig. 2 *a*). Oben befindet sich zuerst eine keilförmige Zelle, und durch die Teilung der unter dieser Scheitelzelle liegenden Zellen wächst das Prothallium weiter. Manche Seitenzellen können daneben zu Rhizoiden auswachsen (Fig. 2 *b*).

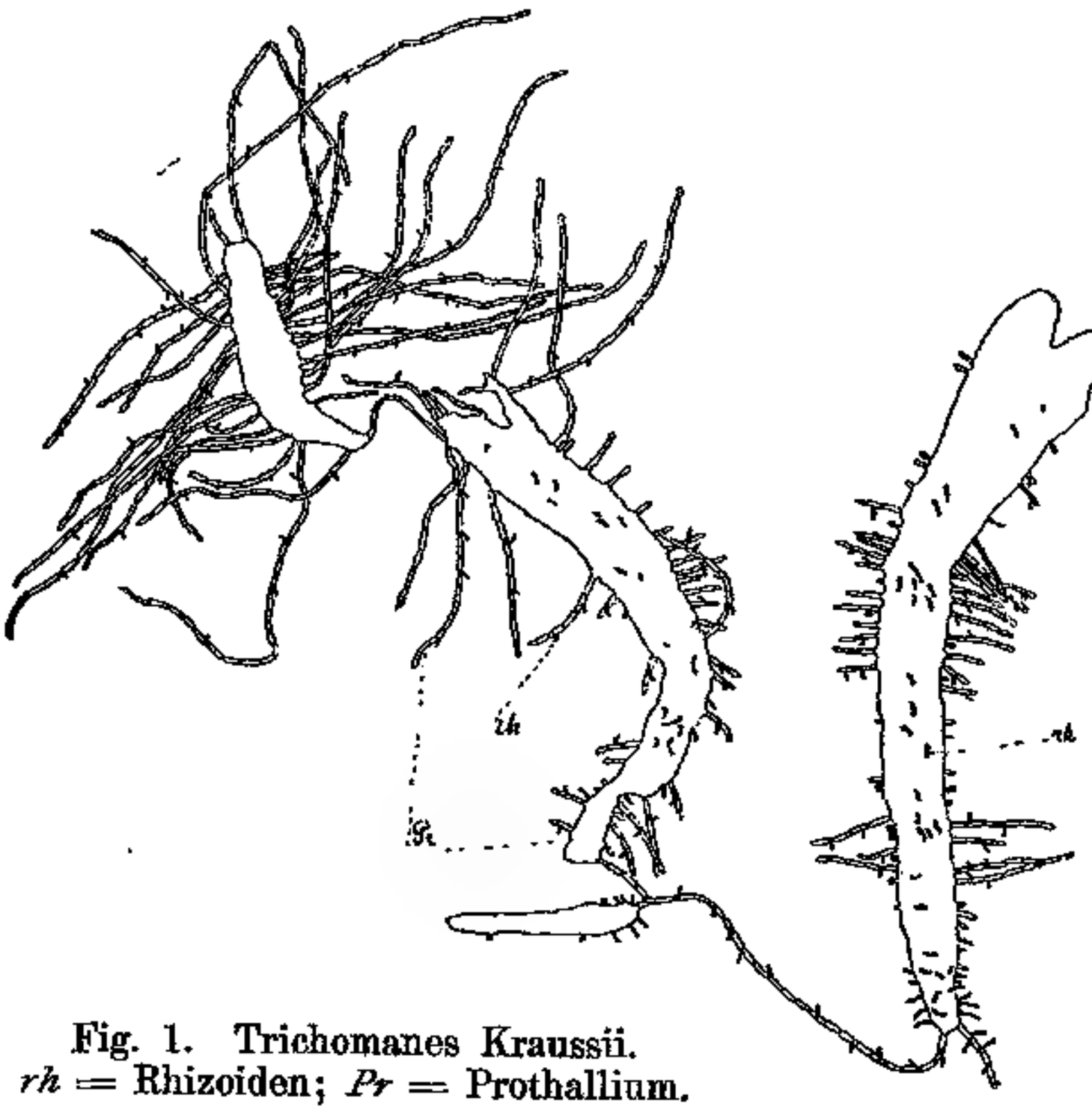


Fig. 1. Trichomanes Kraussii.
rh = Rhizoiden; *Pr* = Prothallium.

Bald darauf wird in der keilförmigen Zelle eine antikline Wand erscheinen (Fig. 2 *c*, *d*), und dann wächst das Prothallium mit einer zweischneidigen Scheitelzelle weiter, so wie es bei den Prothallien vieler Farne der Fall ist. Die eben abgeschnittenen Segmente wachsen oft in einen neuen Faden aus (Fig. 2 *e*). Das kommt dann vor, wenn die Wachstumsintensität abgeschwächt ist und das Wachstum vermittelst einer Scheitelzelle aufhört. Das Wachstum des Prothalliums mit einer zweischneidigen Zelle ist überhaupt nicht von langer Dauer; es bildet sich

eine perikline Wand, dann kommt wieder eine antikline (Fig. 2 *g*), und so fängt das Randwachstum des Prothalliums an. Das Meristem im oberen Teile bleibt noch einige Zeit erhalten. Wenn aber das Spitzen-

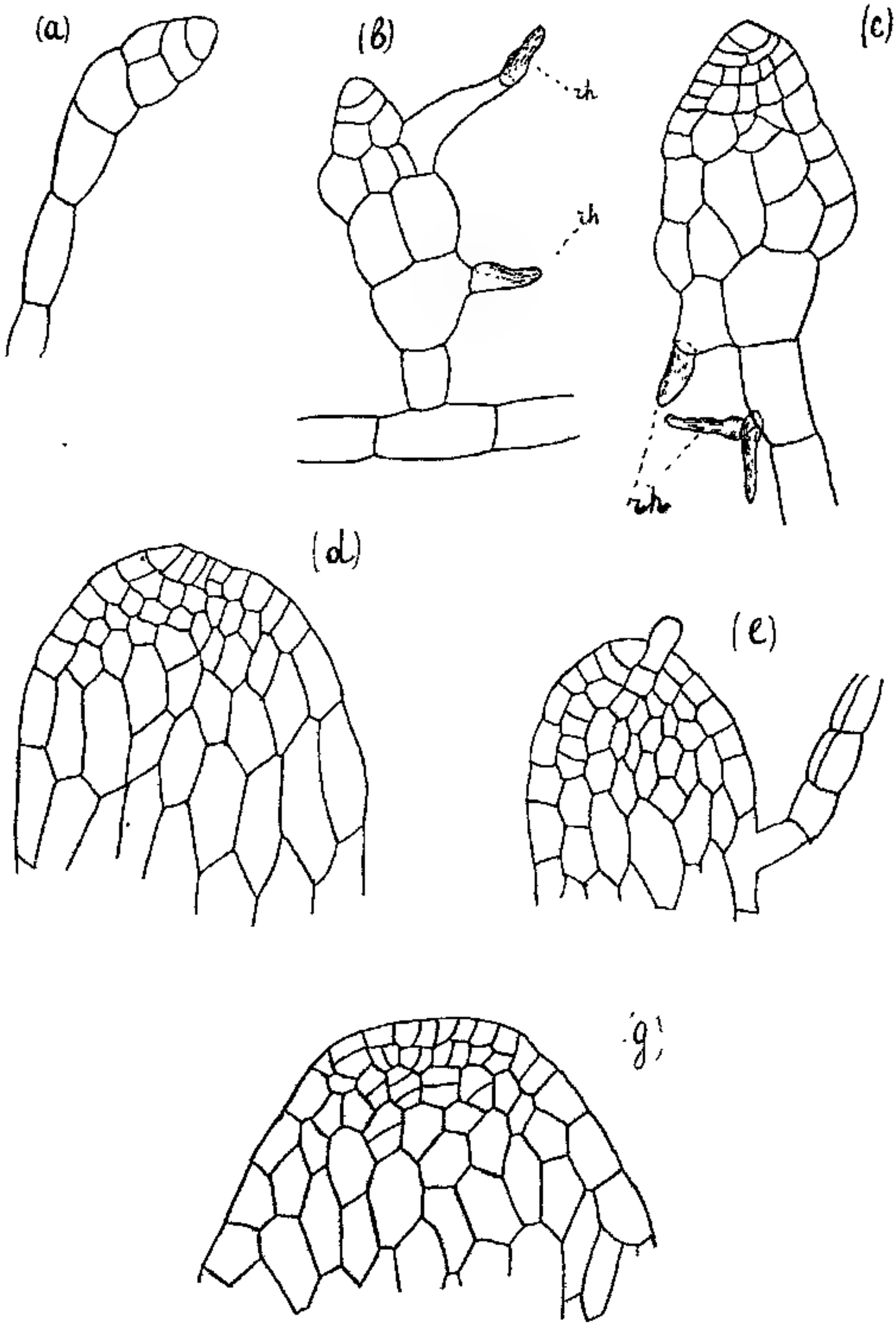


Fig. 2. Trich. Kraussii. *rh* = Rhizoide.

wachstum aufhört, wachsen oft die oberen Zellen wieder in lange Fäden aus (Fig. 3). Ich bin auch ziemlich oft dem Falle begegnet, daß aus den Randzellen an der Spitze der Fläche die für den Sporophyten

charakteristischen Haare auswuchsen (Fig. 4), welche auf dem Prothallium gewöhnlich nie auftreten. Diese Fälle bilden gewissermaßen eine Übergangsform zwischen Gametophyt und Sporophyt. Manchmal wächst fast jede Zelle des Prothalliumfadens in seitlichen Prothallien — gleichwertige Organe — Rhizoiden oder Antheridien aus; dies sind morphologisch Prothalliumfäden mit begrenztem Wachstum. Die Rhizoiden

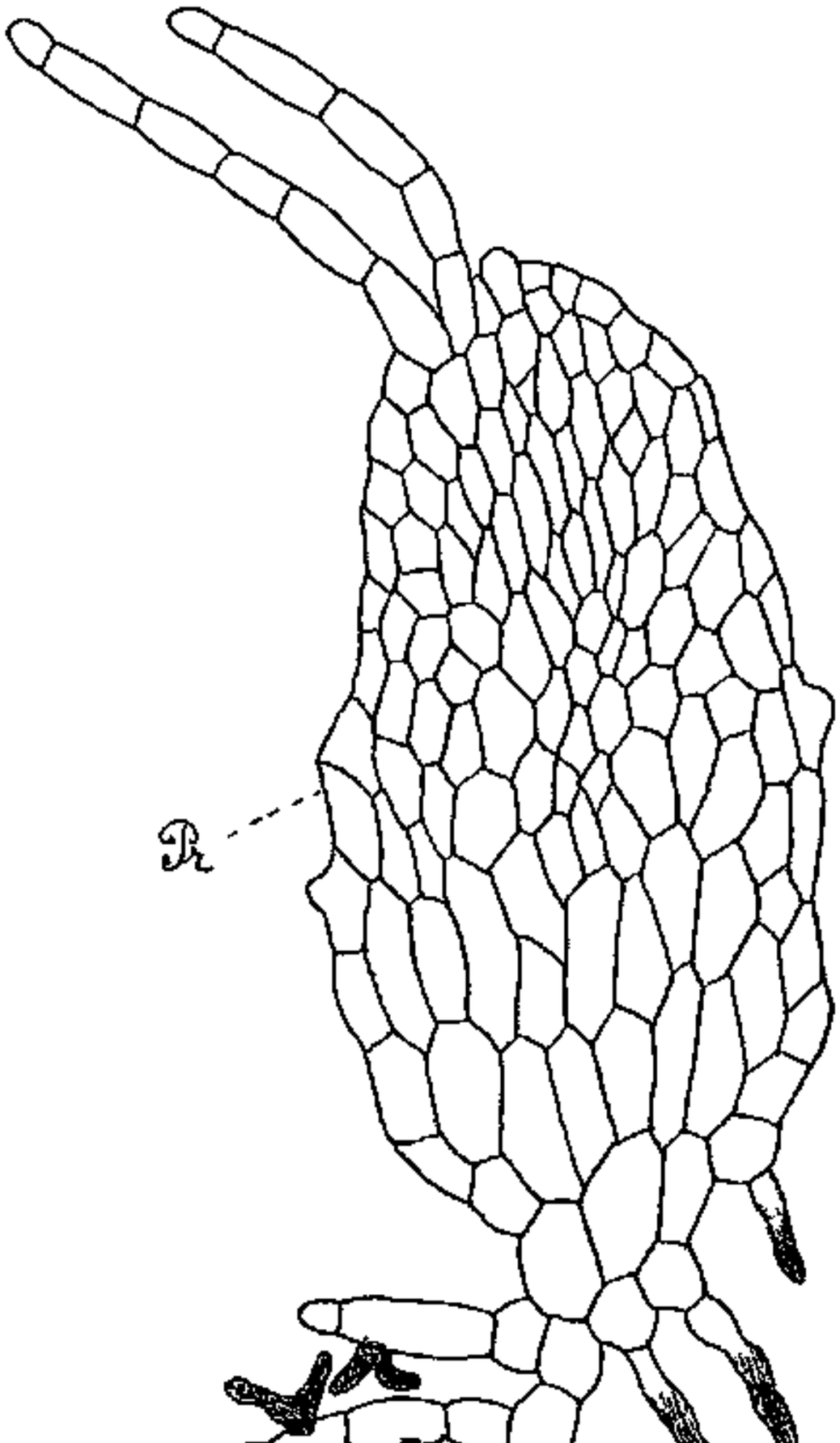


Fig. 3. Trich. Kraussii.
rh = Rhizoide; *Pr* = Prothallium.

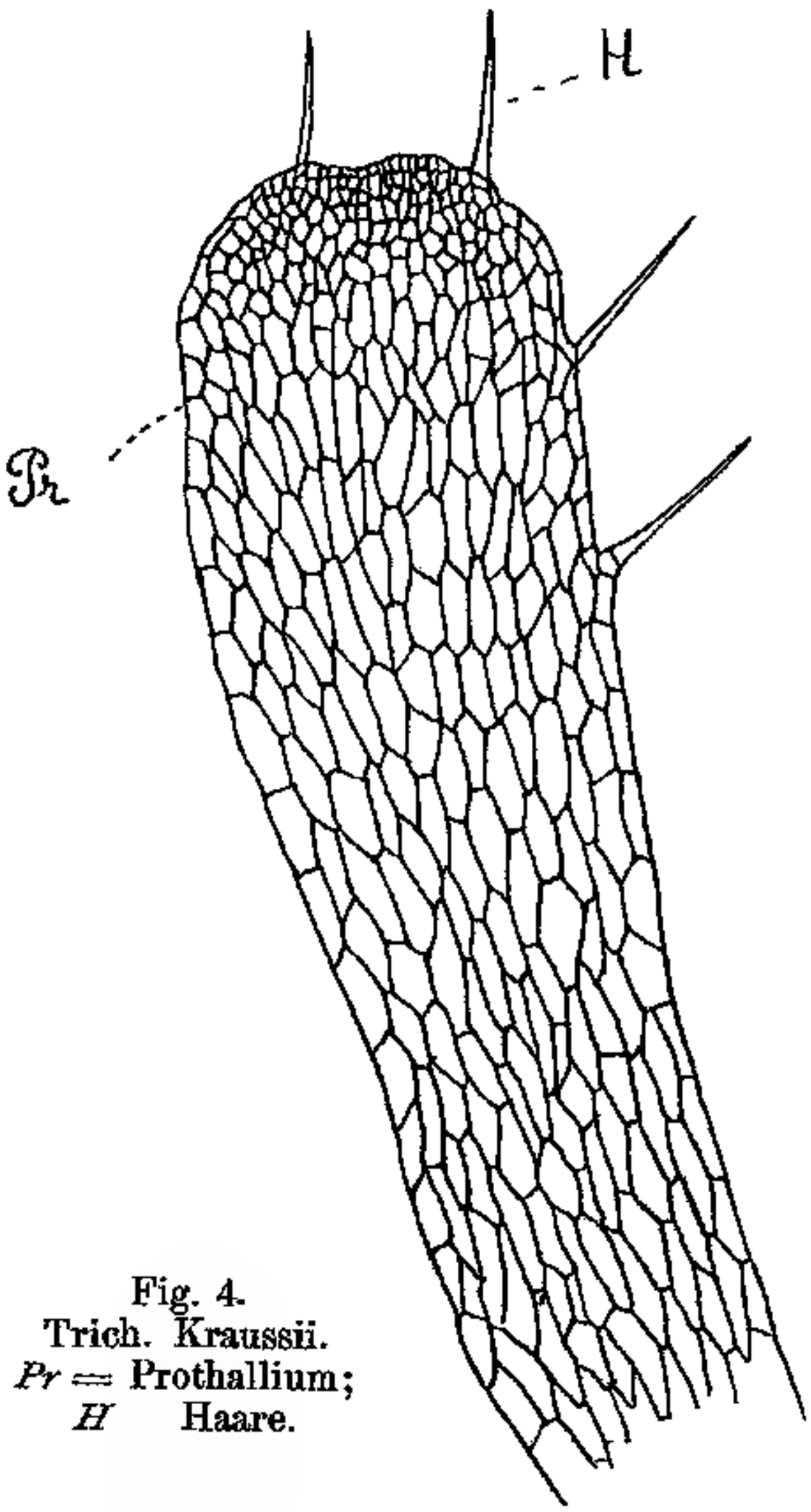


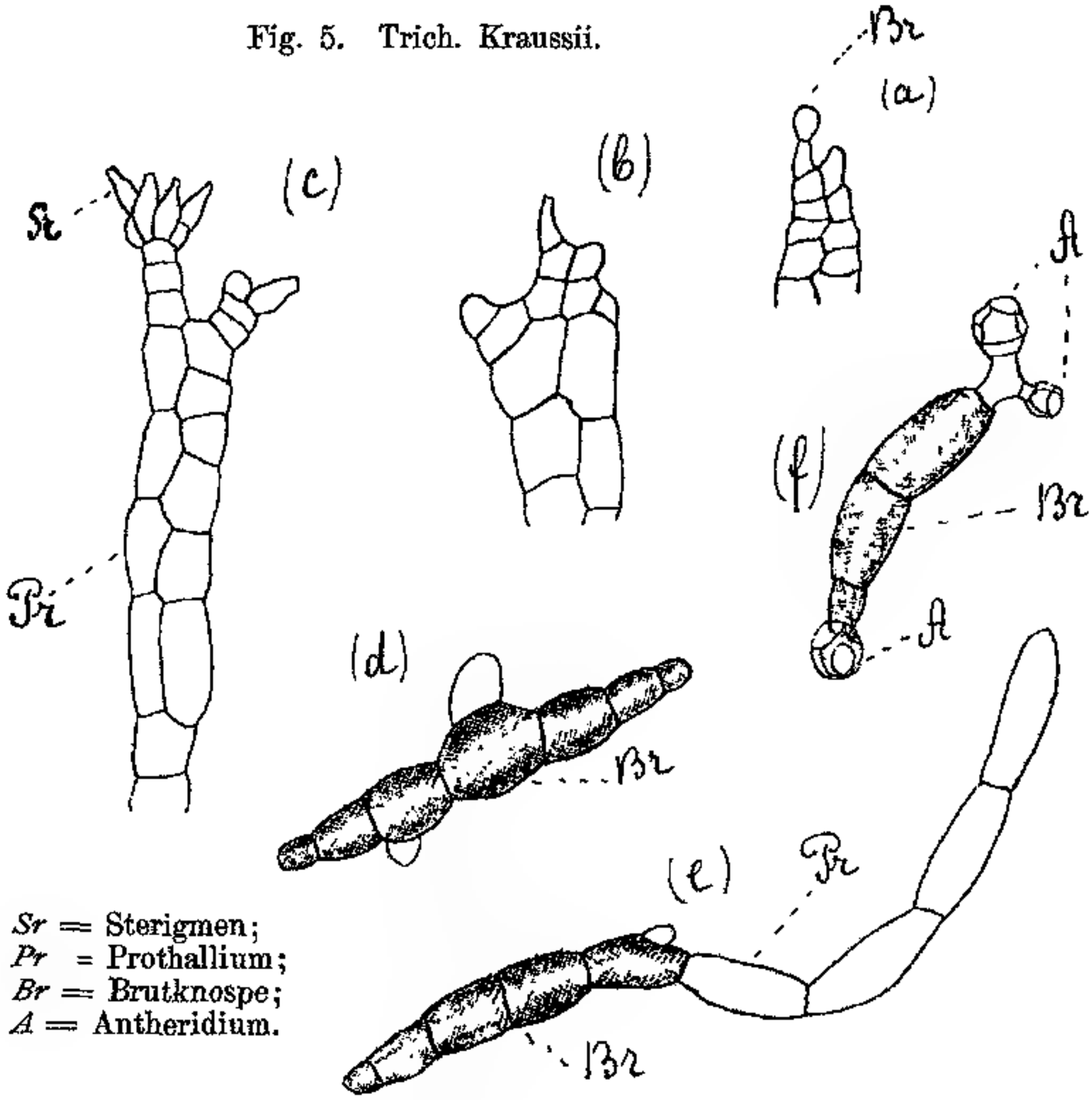
Fig. 4.
Trich. Kraussii.
Pr = Prothallium;
H Haare.

können auch aus der Fläche selbst und nicht nur aus ihren Randzellen auswachsen. Anfangs enthält die Zelle, welche diese Organe bildet, viel Chlorophyll, dann fängt die obere Partie der Wand an, braun zu werden, und endlich wird das ganze Rhizoid braun. Es ist meistens einfach, kann aber auch verzweigt sein.

Die oberen Zellen der Fläche können weiter wachsen und Auswüchse geben, die in der Breite manchmal mehrere Zellreihen besitzen, welche aber nach der Spitze zu immer schmäler werden und oben nur

zwei oder eine Reihe in der Breite haben und mit Zellen besonderer krugähnlicher Form enden — Sterigmen, die die Brutknospen tragen. Zuerst wird vom Sterigma eine kugelige Zelle abgeschnürt, die durch zu der Basis senkrechte Teilungen sich teilt und zu einer mehrzelligen langen, mit dicker Membran versehenen Brutknospe wird (Fig. 5 *a, b, c, d*). Die Brutknospen dienen zur vegetativen Vermehrung der Pflanze und werden wahrscheinlich durch für das vegetative Wachstum ungünstige äußere Bedingungen hervorgerufen [1]). Ich konnte ihre genaue Entwicklung nicht verfolgen, da es mir an Material fehlte; in meinen Kulturen,

Fig. 5. Trich. Kraussii.



Sr = Sterigmen;
Pr = Prothallium;
Br = Brutknospe;
A = Antheridium.

welche auf Torf und Lehm gepflanzt wurden, entwickelten sie sich nicht, und in dem Alkoholmaterial, welches Herr Prof. Goebel mir liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt hatte, fand ich fast immer nur schon abgefallene und ganz reife Brutknospen. Aber es scheint, daß ihre Entwicklung sich nicht anders abspielt als diejenige von Trichomanes alatum, welche von Bower [2]) beschrieben wurde. Wenn die Brutknospen

1) Goebel, Organographie, pag. 424.
2) Bower, On some normal and abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot. 1888, Vol. I.

keimen, treiben sie (Fig. 5 *e*) fadenförmige Prothallien oder geben unmittelbar auf einer oder beiden Seiten Antheridien (*f*); dieses Auftreten der Sexualorgane ist wahrscheinlich an eine Hemmung der vegetativen Entwicklung geknüpft und wurde früher schon von Goebel[1]) beschrieben.

II. Bau und Entwicklung der Antheridien.

Die Antheridien bei Tr. Kraussii sind ziemlich zahlreich; sie stellen ganz runde Körper dar, die frei terminal oder lateral auf den Fäden und Randzellen der Flächen sitzen, einzeln stehen oder zu Gruppen vereinigt (Fig. 6) sind. Sie befinden sich, wie auch die Rhizoiden, da, wo gewöhnlich die Prothalliumauszweigungen stehen. Ihre Wandzellen enthalten Chlorophyll, aber, ob die inneren Zellen auch Chlorophyll haben, konnte ich nicht konstatieren wegen der Undurchsichtigkeit des Objekts; es scheint mir jedoch durchaus nicht ausgeschlossen zu sein. Obgleich ich viel Material untersuchte, fand ich nie, daß die Antheridien ihre völlige Entwicklung erreichten, und die Teilungen gingen nie weiter als bis zur Bildung von Spermathozoïdmutterzellen. Die Antheridien entstehen durch Hervorwachsen der terminalen oder lateralen Zellen des Fadens oder der Fläche, auf welche Weise eine kugelige Zelle gebildet wird. Dann wird durch eine zu der Basis parallel, manchmal etwas schief verlaufende Wand eine Basalzelle abgeschnürt. Soviel ich feststellen konnte, verlaufen die weiteren Teilungen nicht immer in derselben Reihenfolge. Z. B. Fig. 7 *a* zeigt, daß, nachdem

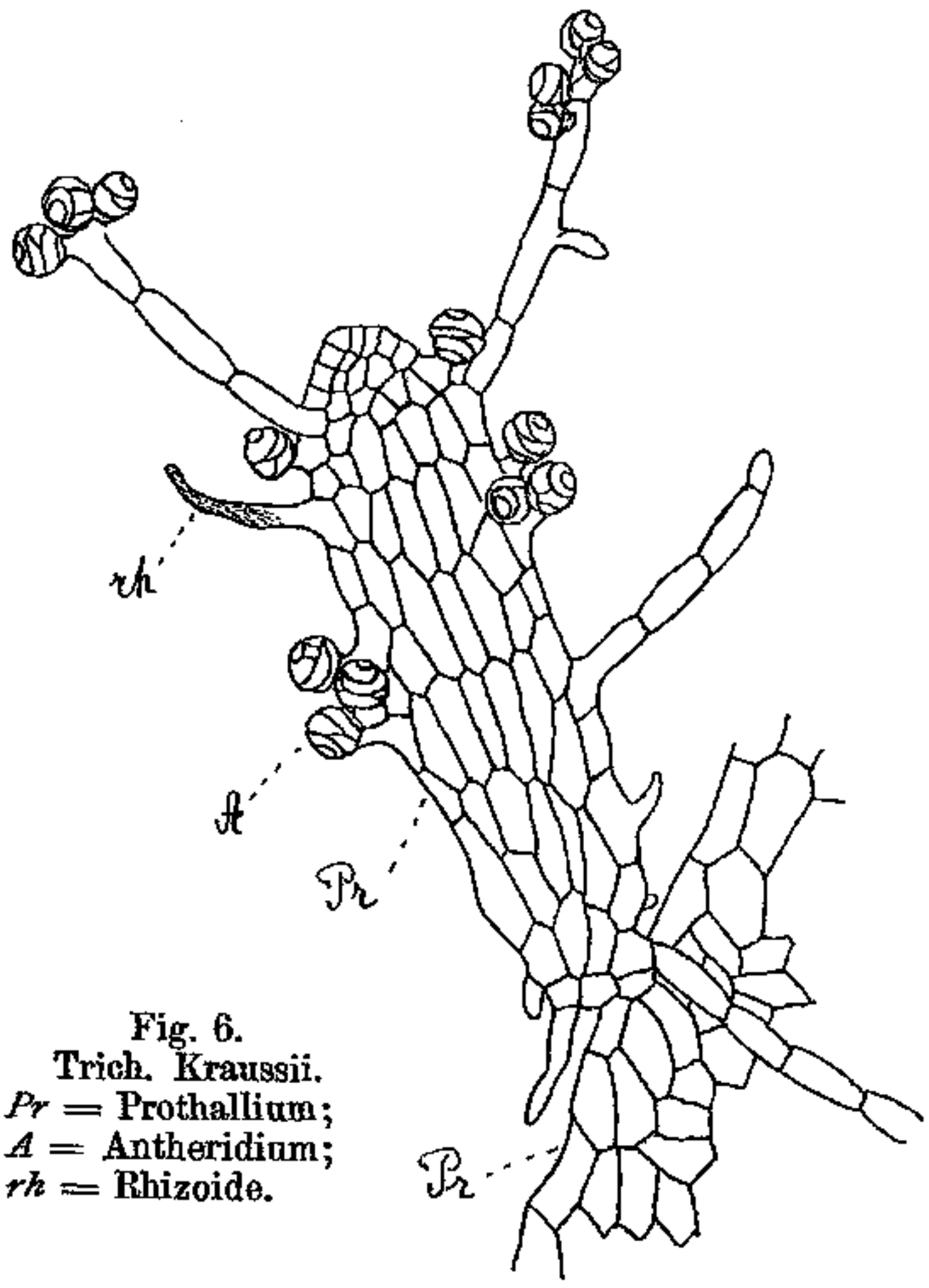


Fig. 6.
Trich. Kraussii.
Pr = Prothallium;
A = Antheridium;
rh = Rhizoide.

1) Goebel, Sitzungsberichte der mathem.-physikal. Klasse der Königl. bayr. Akad. der Wissenschaften zu München 1896, Heft III.

die Basalzelle sich angelegt hat, durch zwei schiefe Wände Zellen gebildet werden, von welchen eine schon zur Deckzelle, die andere zur Wandzelle wird, dagegen in dem Falle (*b*) wird durch eine kuppelförmig verlaufende Zellwand die Randzelle abgetrennt, welcher die Deckzelle abgeschnitten wird. Oder es werden die Wandzellen (*c*, *d*) allmählich nacheinander abgeschnürt, von denen dann eine zur Deckzelle wird.

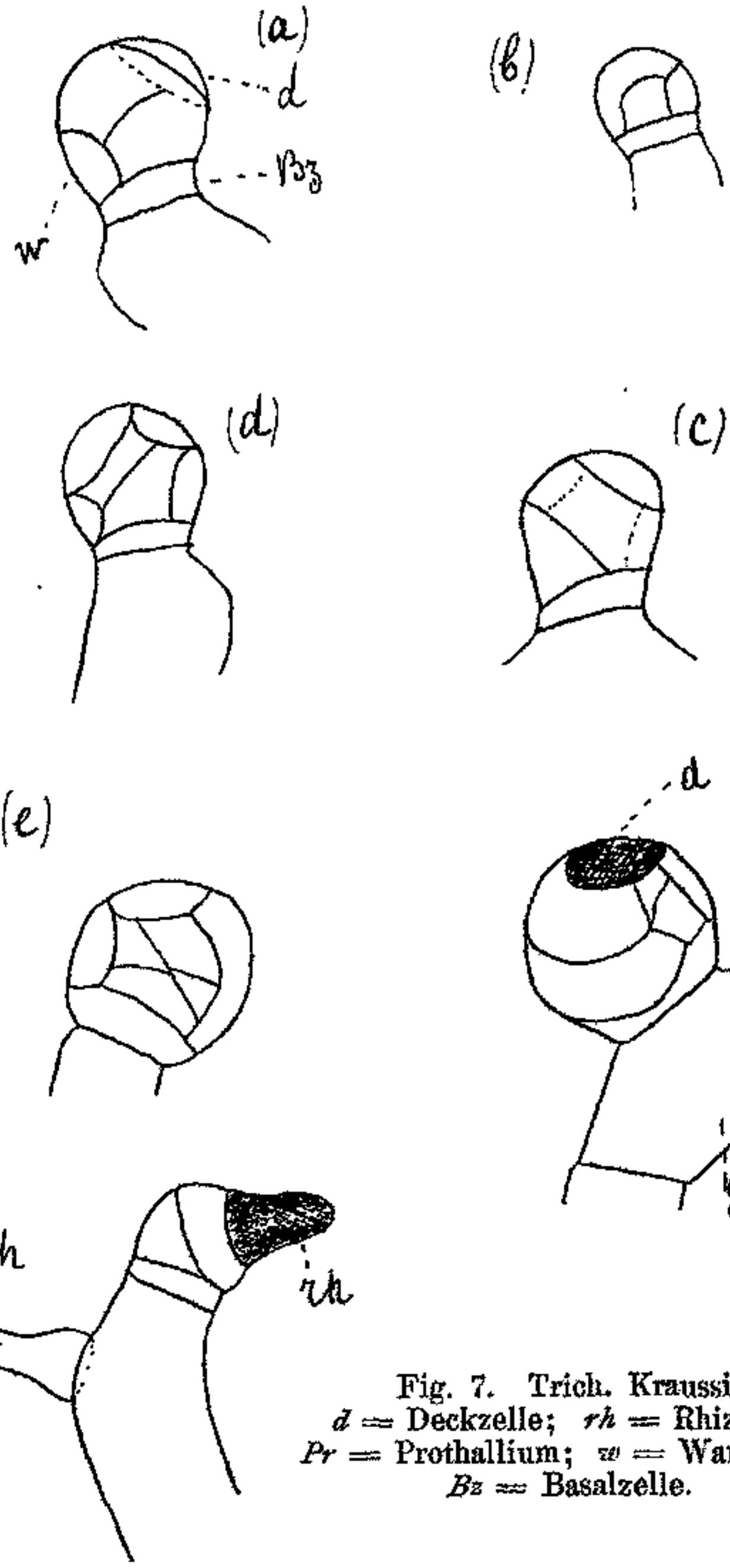


Fig. 7. Trich. Kraussii.
d = Deckzelle; *rh* = Rhizoide;
Pr = Prothallium; *w* = Wandzelle;
Bz = Basalzelle.

Weiter wird der Zellinhalt zuerst in zwei, dann in vier Zellen durch drei Wände geteilt; zuerst (*d*) entsteht eine, fast immer schief verlaufende, dann kommen zwei andere senkrecht zu ihr stehende (*e*). Fig. 7*f* zeigt die Außenansicht eines fertigen Antheridiums, auf welcher man die schiefverlaufenden Wandzellen gut sehen kann. Die Deckzelle wird frühzeitig braun oder gelb und befindet sich nicht gerade oben auf dem Antheridium, sondern etwas schief zur Seite verschoben. Die Antheridien sind arm

an Protoplasma, besonders, wenn man sie mit Antheridien der anderen Farne vergleicht, bei welchen sie ganz zur Entwicklung gelangen.

Bei diesen ihrer normalen Funktion entzogenen Gebilden habe ich nicht selten Fälle der „Vergrünung“ gefunden, namentlich wuchs die Deckzelle oft in ein Rhizoïd aus (Fig. 7). Heim[1]) hat eine „Vergrünung“ der Sexualorgane bei Doodya caudata gefunden, und Goebel[2]) hat eine ähnliche „Vergrünung“ der Archegonien bei den alternden Prothallien von Hemionitis palmata beschrieben, wo die Halszellen des Archegoniums weiter vegetativ wuchsen; die Archegonien haben aber in diesem Falle ihre Befruchtungsfähigkeit nicht verloren. Eine solche „Vergrünung“ ist nach Goebel eine Alterserscheinung, welche durch die Abschwächung des Meristems bedingt wird. Möglich ist, daß man die Wandzellen der Antheridien unter bestimmten Bedingungen zu Prothallienfäden sich entwickeln lassen kann. Goebel hat z. B. bei Trichomanes rigidum zweimal Antheridien gesehen, welche einen kurzen Fadenfortsatz trugen; dieser Fortsatz wurde nachträglich aus einer Wandzelle des Antheridiums entwickelt. Ich habe meinerseits abgetrennte Antheridien auf Lehm gelegt, aber kein Resultat erzielt. Die Archegonien wurden von mir bei Tr. Kraussii nie gefunden, und darum kann kein Zweifel sein, daß die junge Keimpflanze auf apogamem Wege, d. h. ohne daß zuerst eine Eizelle durch das Antherozoid befruchtet wurde, entsteht.

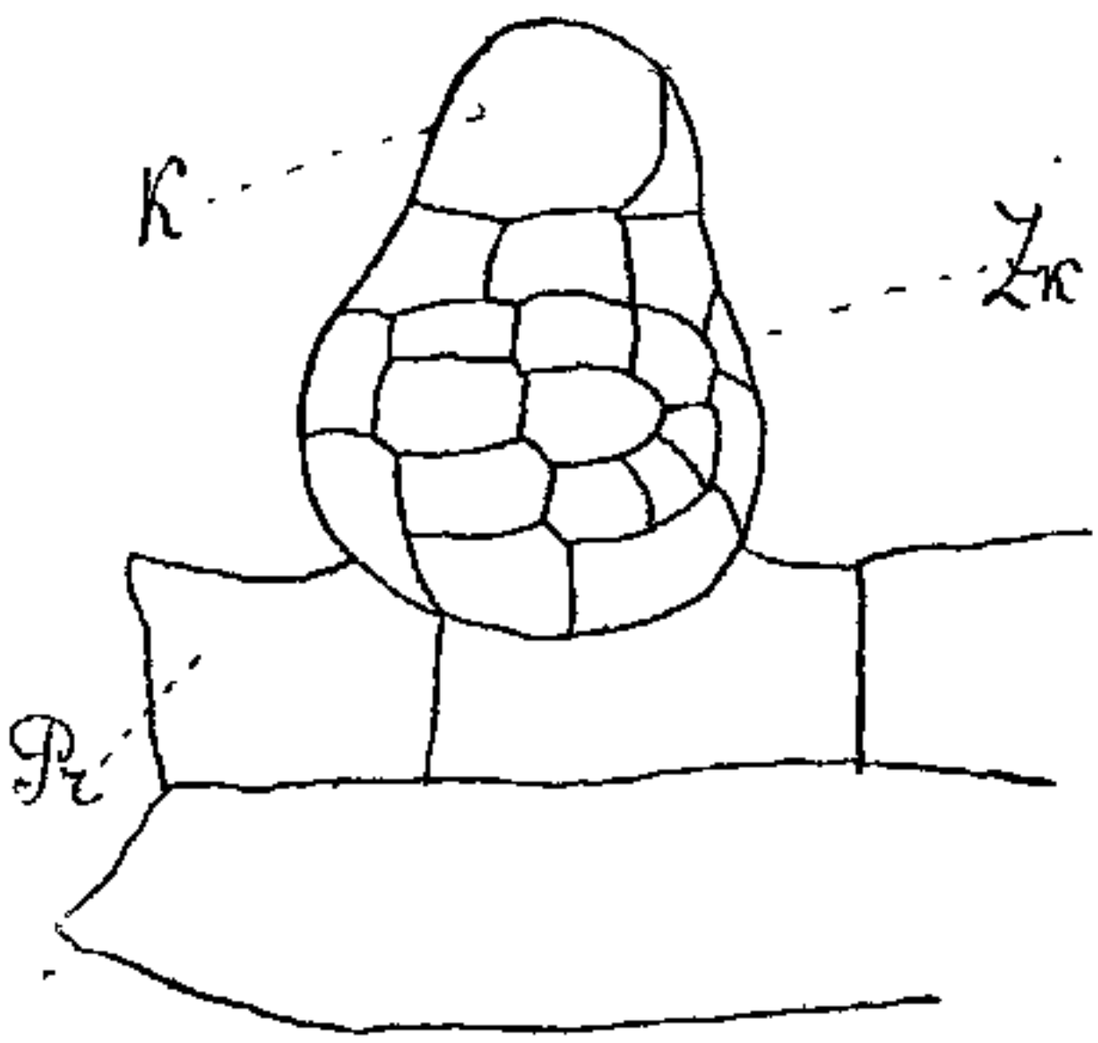


Fig. 8. Trich. Kraussii.
K = Keulenförm. Zelle; *Zk* = Zellkörper; *Pr* = Prothallium.

III. Apogamie.

Die Entwicklung der jungen apogamen Pflanzen bei Tr. Kraussii wurde von mir genau verfolgt. Die junge Pflanze bildet sich vorzugsweise in der unteren Region des Prothalliums, wo bei anderen Trichomanesarten gewöhnlich die Archegoniophoren entstehen, doch bin ich auch sehr oft Fällen begegnet, wo sie viel höher, ungefähr auf zwei

1) Karl Heim, Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.
2) Goebel, Organographie, pag. 400.

Drittel der Höhe des Prothalliums, inseriert war, von unten aus gerechnet. Sie entsteht am häufigsten seitlich auf einem Faden, oft aber auch auf dem Rande der Prothalliumfläche und ziemlich selten aus der Fläche selbst.

Das erste Sproßglied bildet sich nicht unmittelbar auf einem Faden oder einer Fläche, sondern es entsteht zuerst ein mehrschichtiger Körper mit großen undifferenzierten Zellen und einer keulenförmigen Zelle am oberen Ende (Fig. 8). Dieser Zellkörper ist einem Archegoniophoren homolog, und wahrscheinlich spielt er die Rolle dieses letzteren bei der Entwicklung des jungen Pflänzchens und liefert eine Zeitlang die Nährsubstanzen. Wie die Archegoniophoren die einzigen Stellen auf den Gametophyten der Trichomanesarten sind, wo das Gewebe mehrschichtig ist, so stellt auch dieser Körper, auf welchem der beblätterte Sproß entsteht, ein dickes Polster dar. Er wird nach einiger Zeit durch reichlichen dichten Protoplasmainhalt ausgezeichnet. Auf seiner Basis entwickelten sich manchmal auf einem Faden Antheridien (Fig. 15), oder es wuchsen die Basalzellen in fadenförmige Prothallien aus, oder es bildeten sich Rhizoiden. Die letzteren wurden auch auf den Archegoniophoren bei Trichomanes rigidum von Goebel[1]) beobachtet.

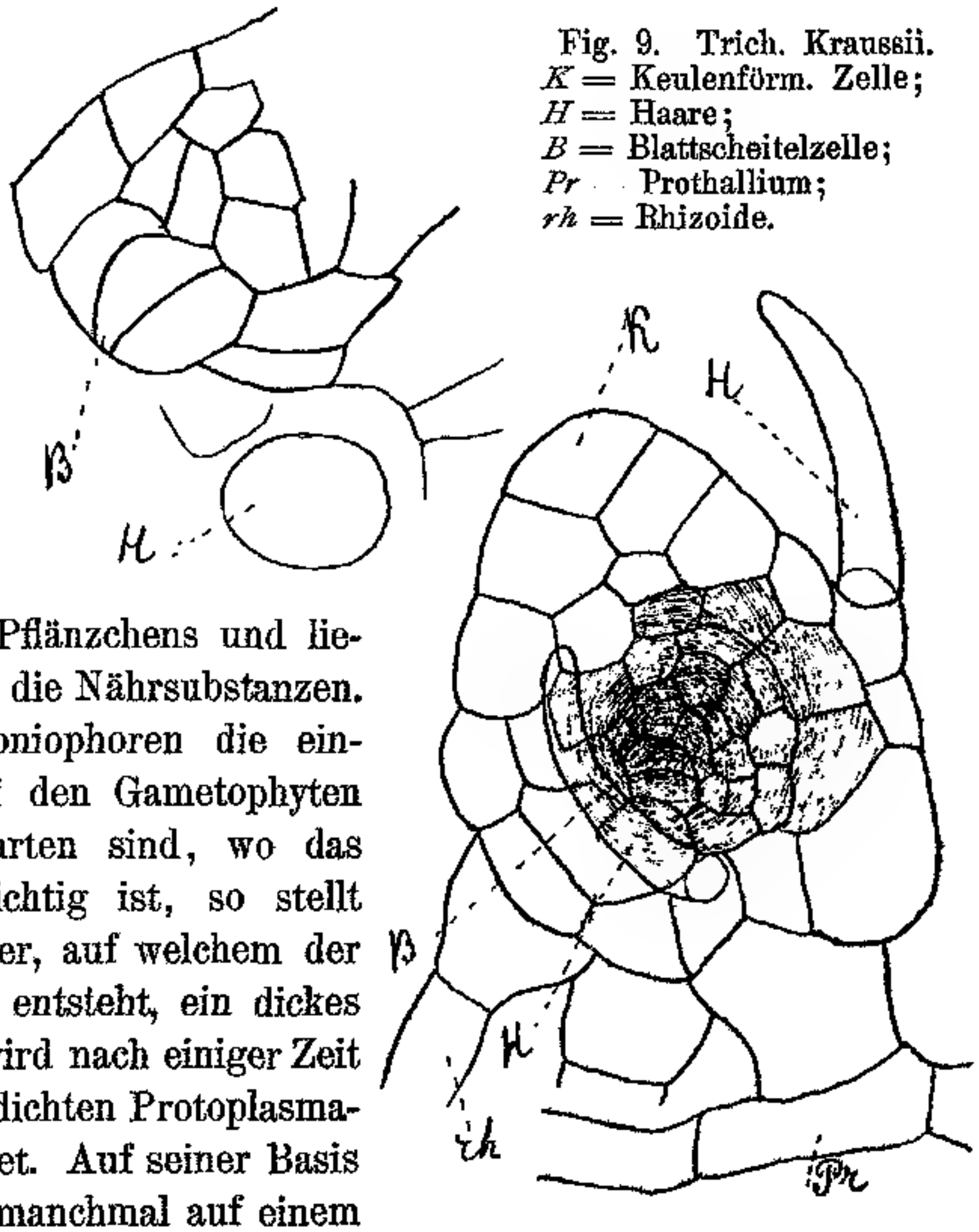


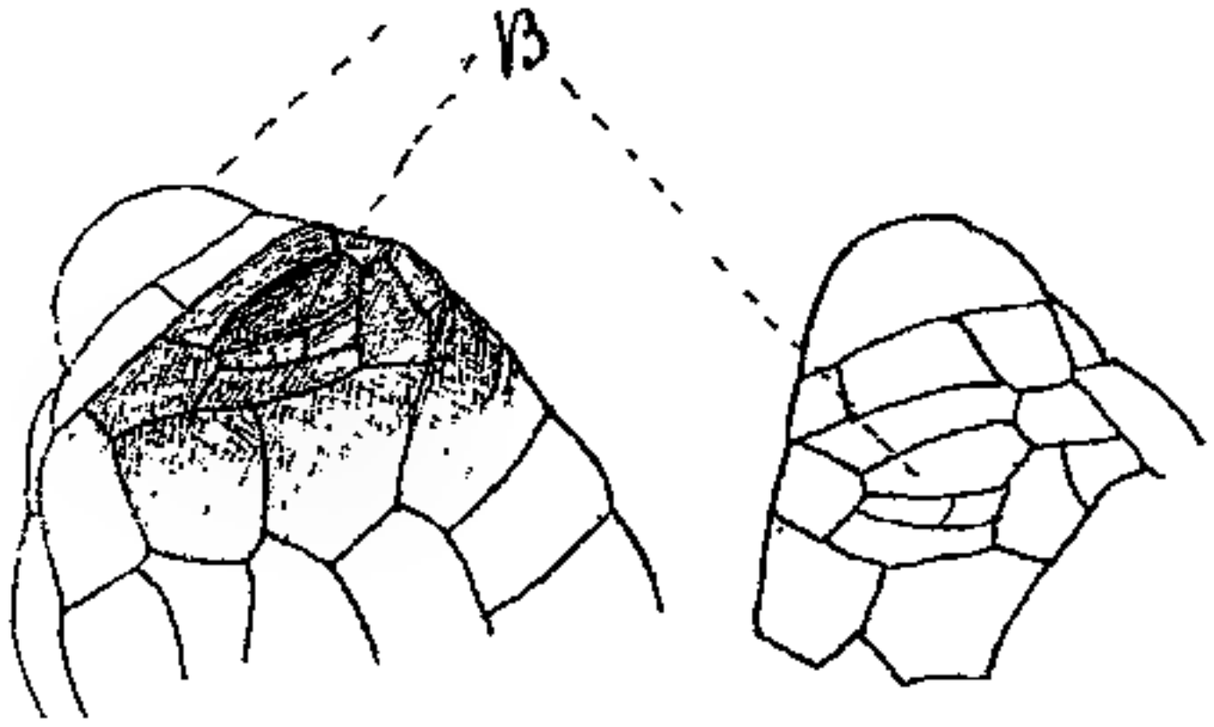
Fig. 9. Trich. Kraussii.
K = Keulenförm. Zelle;
H = Haare;
B = Blattscheitelzelle;
Pr Prothallium;
rh = Rhizoide.

Nachdem dieser mehrschichtige Körper eine bestimmte Größe erreicht hat, beginnt die Bildung eines Blatthöckers, auf welchem sich die Scheitelzelle des ersten Blattes differenziert. Auf diesem Blatt-

1) Goebel, Archegoniatenstudien. Flora 1892, pag. 92—116.

höcker war das Protoplasma besonders dicht und wurde sogar nach sehr langer Behandlung nicht ganz entfernt.

Vielleicht repräsentiert die eigentümliche Anordnung der Zellen, die auf Fig. 8 von einer Seite sichtbar ist, schon die allerersten Teilungen, aus welchen ein Blatthöcker entsteht. Man kann vorläufig auf das interessante Phänomen hinweisen, daß man nie die Entstehung des Archegoniophors bei Trichomanes aus der Oberfläche des Prothalliums selbst beobachtete, wie dies für Hymenophyllum zutrifft; dagegen entsteht bei Tr. Kraussii die junge apogame Pflanze manchmal aus der Fläche selbst. Dieselbe Erscheinung hat Bower auch bei Trichomanes alatum konstatiert. Die zarten, zuerst einzelligen, nachher mehrzellig werdenden Haare erscheinen, bevor die Differenzierung des Blattscheitels vollkommen ist und schützen die in Teilung begriffenen und dicht mit Protoplasma erfüllten Zellen. Fig. 9 zeigt uns ein weiteres Stadium der Entwicklung. Der schraffierte Teil ragt etwas hervor, indem er einen Höcker von sich lebhaft teilenden Zellen bildet. Eine Zelle erinnert ihrer Form nach sehr an die Blattscheitelzelle, und möglicherweise wird aus ihr das Blatt hervorgehen. Auf Fig. 10 ist die Blattscheitelzelle schon fast ganz differenziert, und Fig. 11 stellt die Voll-



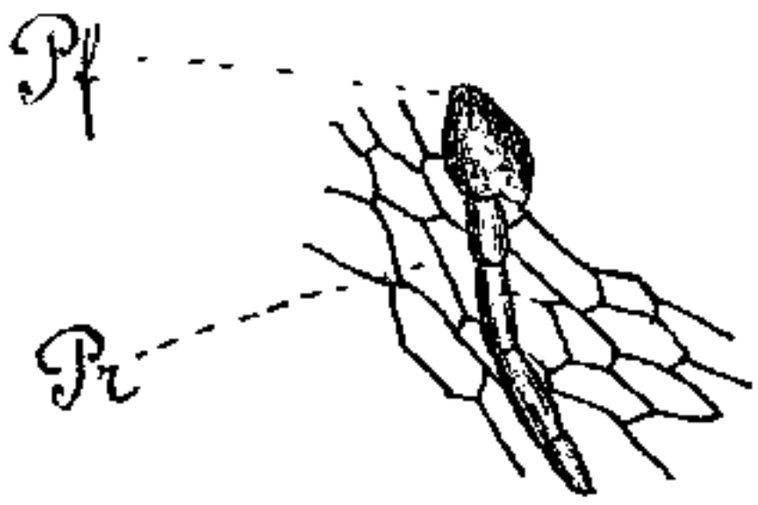


Fig. 10. Trich. Kraussii, von oben. *K* = Keulenförm. Zelle; *B* = Blattscheitelzelle; *Pf* = junge Keimpflanze; *Pr* = Prothallium.

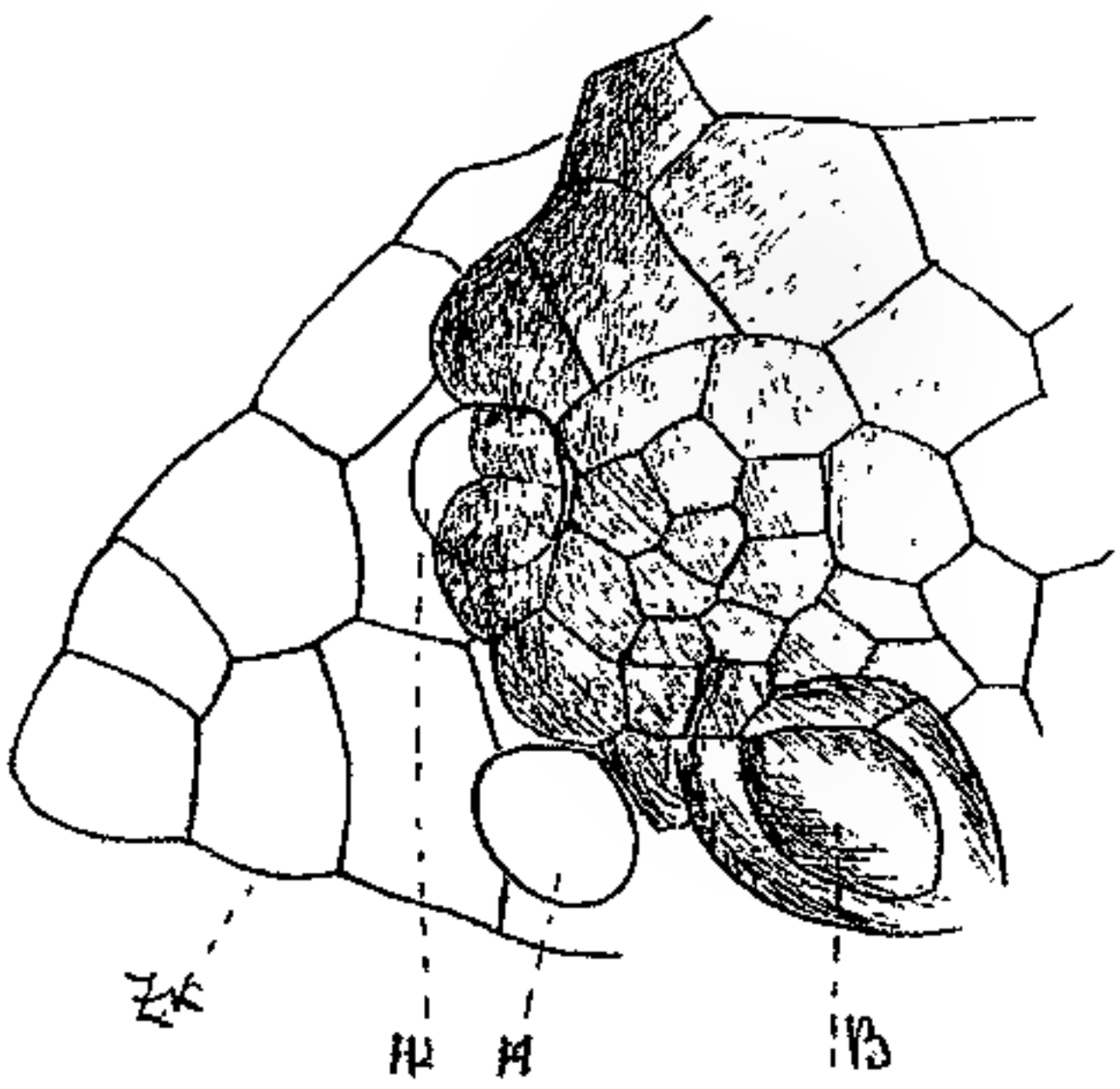


Fig. 11. Trich. Kraussii. *Zk* = Zellkörper; *H* = Haare; *B* = Blattscheitelzelle.

endung der Differenzierung dar. Bald nach der Bildung des ersten Blattes, unabhängig von ihm in einiger Entfernung, doch ebenfalls auf dem protoplasmareichen Gewebepolster, entsteht die Stammscheitelzelle (Fig. 12). Man bemerkt eine Gruppe von Zellen, deren Teilungen rasch nacheinander folgen, und aus denen wahrscheinlich die Scheitelzelle sich differenziert. Wenn das apogame Pflänzchen sich auf der Fläche des Prothalliums selbst bildet, entsteht die Stammscheitelzelle an der Seite, welche dem Prothallium zugewandt ist (in der Achsel zwischen dem Prothallium und dem primitiven mehrschichtigen Gebilde). Die Gewebe, auf welchen das Blatt und die Stammscheitelzelle sich bilden, ragen stark über den einschichtigen Zellkörper hervor, was auf den dargestellten Exemplaren leicht zu sehen ist. Die Stelle, wo die Stammscheitelzelle gebildet wird, umgibt sich allmählich mit Haaren, die später von allen Seiten den Scheitel beschützen und sehr schwer zu entfernen waren.

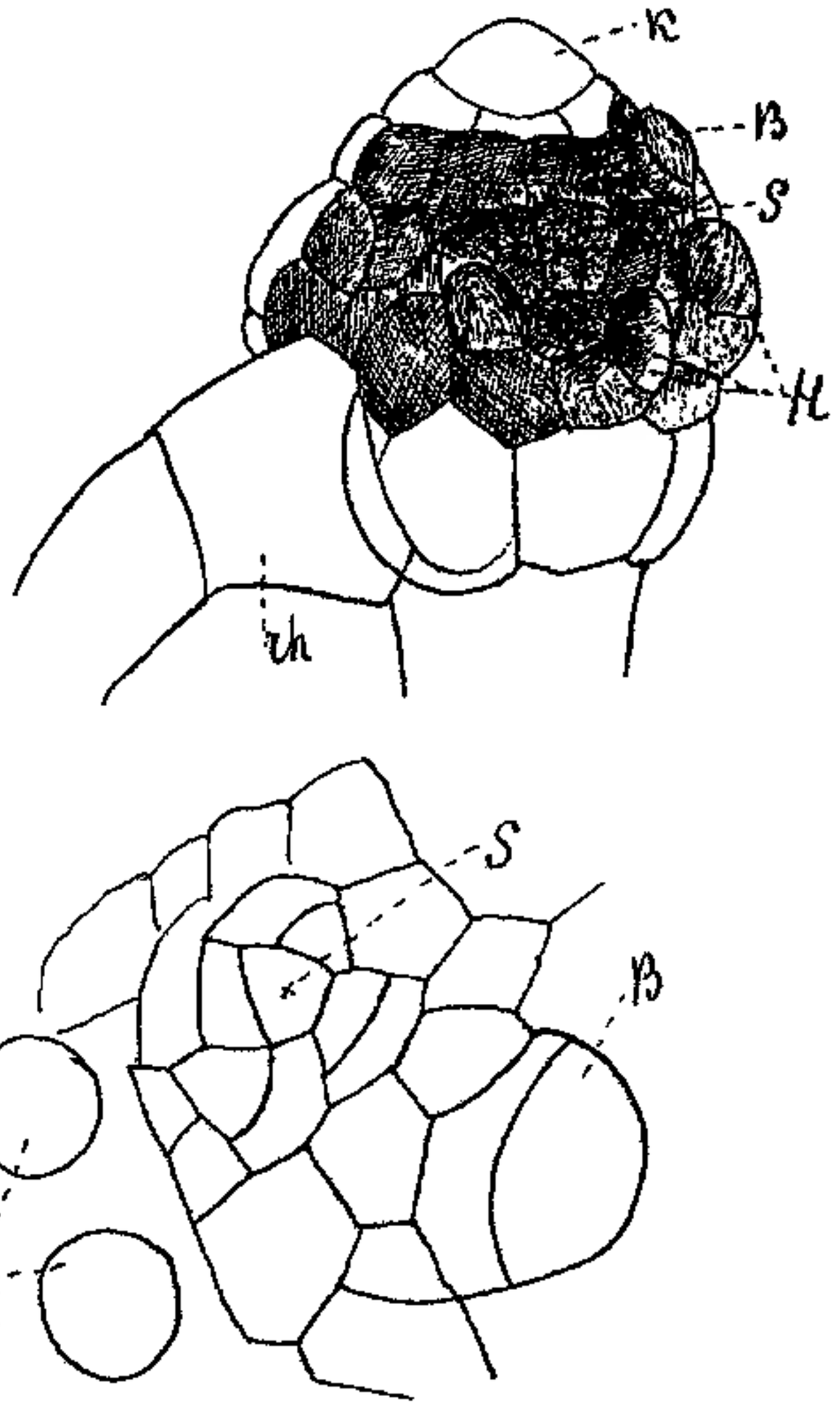


Fig. 12. Trich. Kraussii. *K* = Keulenförmige Zelle des Zellkörpers; *B* = Blattscheitelzelle: *S* = Stammscheitelzelle; *H* = Haare; *rh* = Rhizoide.

Im Verlaufe der Entwicklung hebt sich der Blatthöcker stark über die Stelle, wo die Stammscheitelzelle sich differenziert, empor (Fig. 13). Die Tracheïden entwickeln sich frühzeitig, gewöhnlich dann, wenn der Blatthöcker schon vorhanden ist, und sie verlaufen von diesem Blatthöcker nach unten. Die keulenförmige Zelle verweilt als solche ungeteilt, manchmal auch dann sogar, wenn die junge Pflanze schon ziemlich groß ist und das erste Blatt einige Millimeter in der Länge erreicht (Fig. 16). Zuweilen aber teilt sie sich oben, wie Fig. 8 zeigt. Nachher, wenn das Blatt und die Stammknospe sich bilden, wird dieser ganze Zellkörper

in die weitere Entwicklung mit hineingezogen: man wird von ihm kaum diese keulenförmige Zelle, ganz zur Seite gedrängt, unterscheiden (Fig. 13). In dem unteren Teil auf dieser Figur sind die Zellen noch nicht in weiterer Teilung begriffen, und die Tracheïden reichen noch nicht an sie heran. Auf den späteren Abbildungen werden wir sehen, daß auch die untersten Zellen sich differenzieren und einen Teil der jungen Pflanze bilden werden: man wird nicht mehr viel von dem Zellkörper selbst unterscheiden: es macht den Eindruck, als ob die junge Pflanze unmittelbar aus der Prothalliumfläche oder dem Faden entstände.

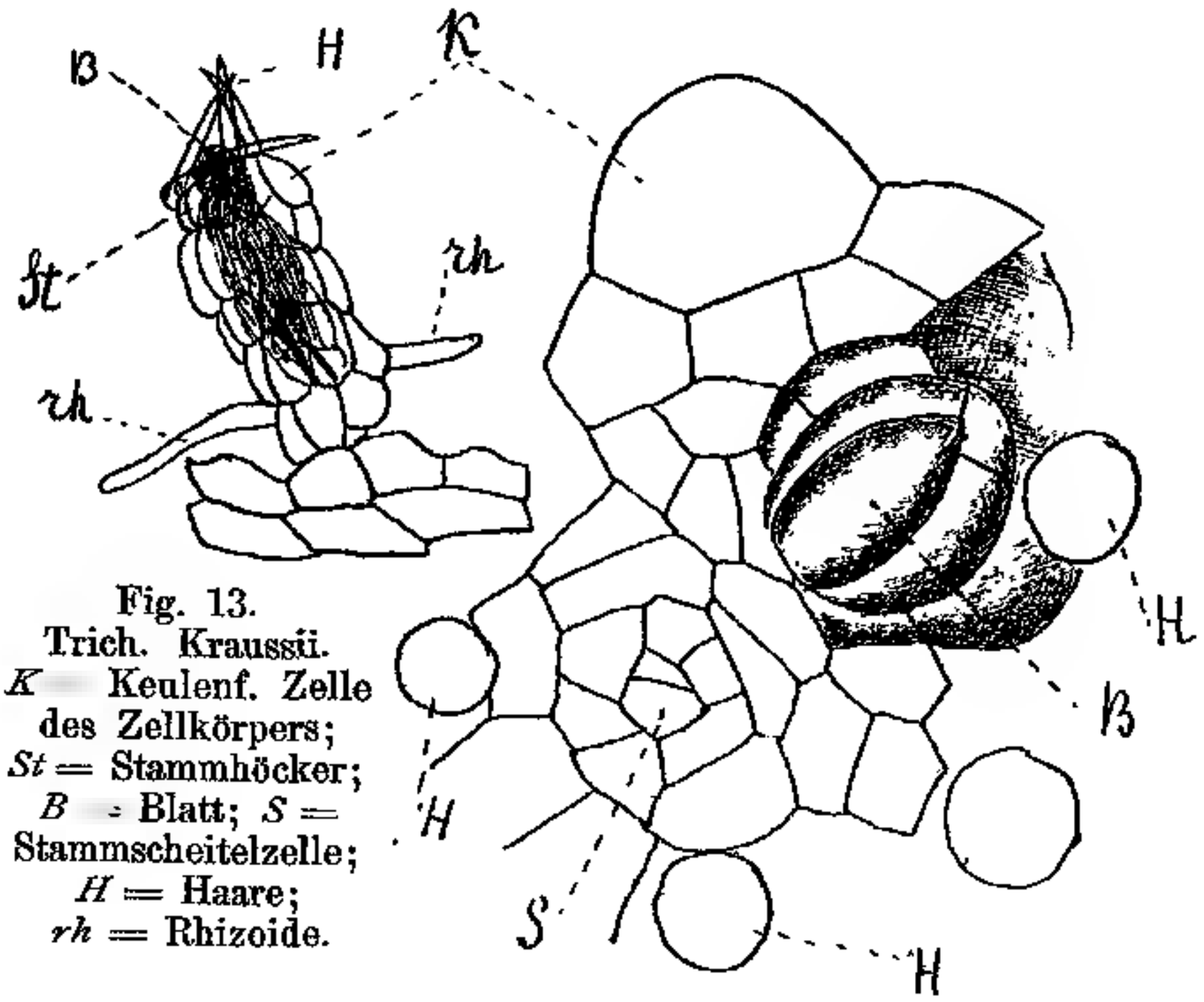


Fig. 13.
Trich. Kraussii.
K = Keulenf. Zelle des Zellkörpers;
St = Stammhöcker;
B = Blatt; *S* = Stammscheitelzelle;
H = Haare;
rh = Rhizoide.

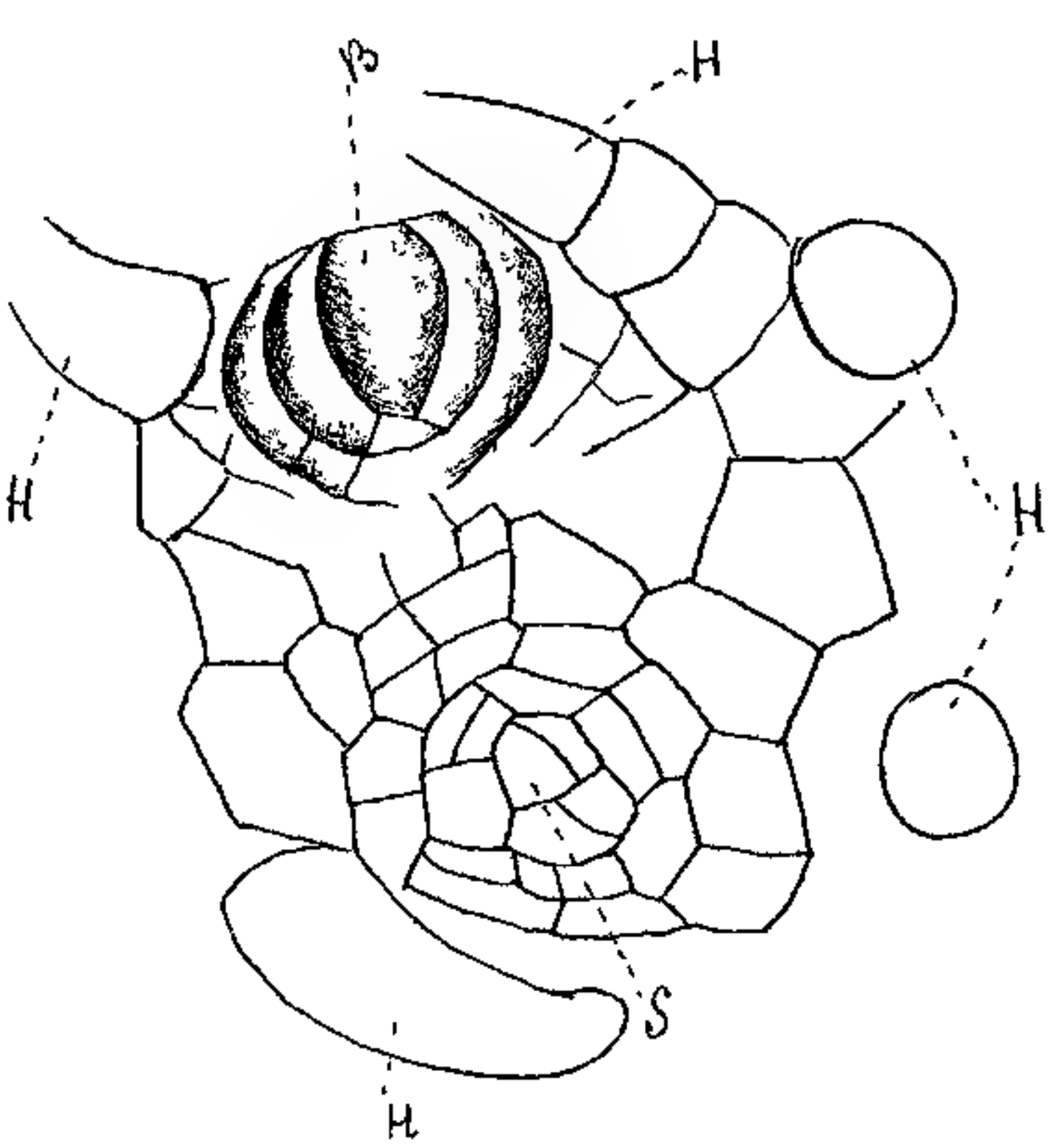


Fig. 14. Trich. Kraussii. *B* = Blatt; *S* = Stammscheitelzelle; *H* = Haare.

Das Blatt wächst ziemlich rasch weiter, so daß der Höcker mit der Stammscheitelzelle viel weiter unten bleibt. Die Teilungen der Stammscheitelzelle schreiten aber langsam vorwärts; in einigen Fällen war das Blatt ungefähr schon 1 mm lang, und doch war die

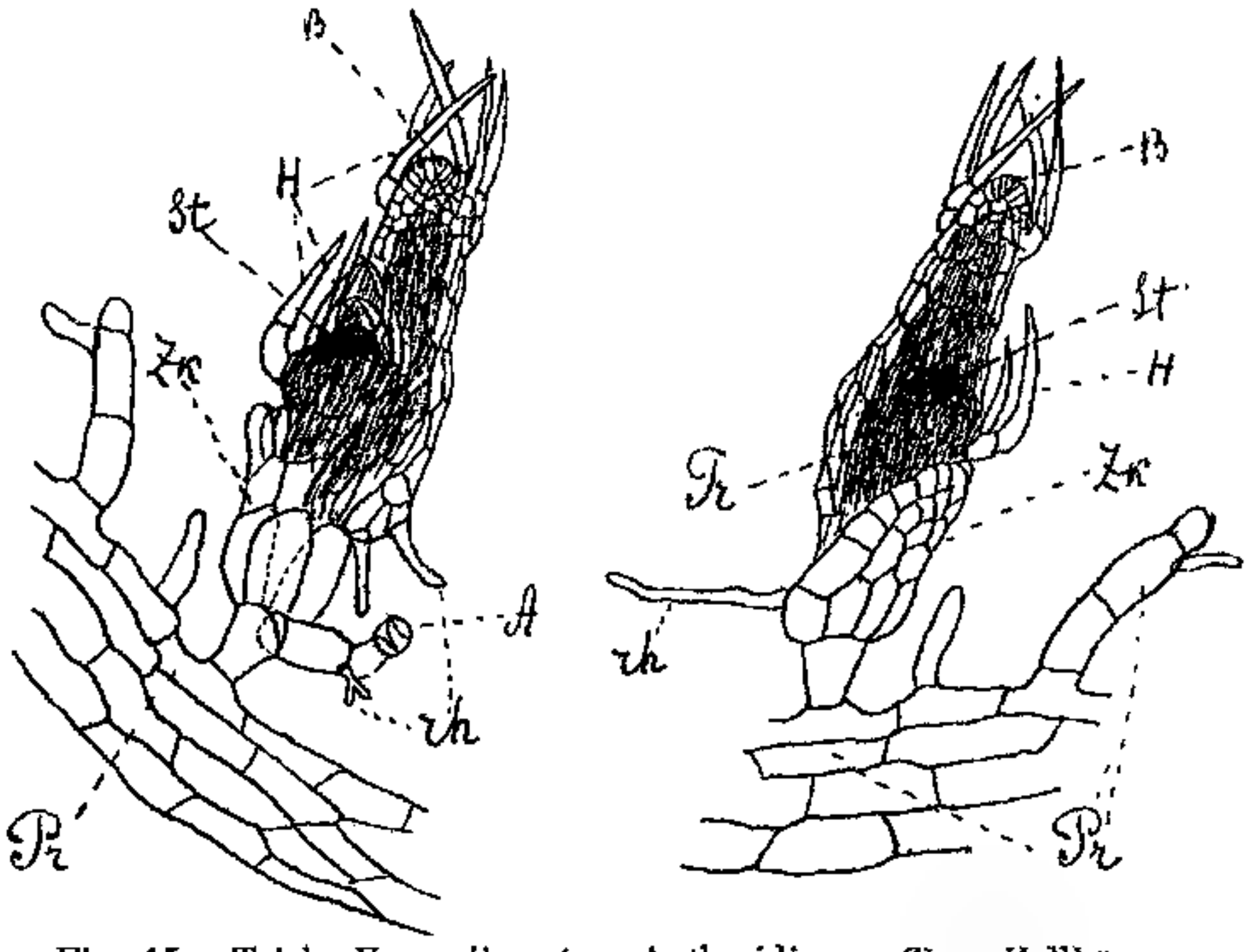


Fig. 15. Trich. Kraussii. *A* = Antheridium; *Zk* = Zellkörper; *Pr* = Prothallium; *B* = Blatt; *St* = Stammhöcker; *rh* = Rhizoide; *Tr* = Tracheide; *H* = Haare.

dreieckige Zelle kaum differenziert. Manchmal aber entwickelt sie sich etwas früher (Fig. 14): auf dieser Figur hat sie schon vier Segmente. Die Tracheïden gehen allmählich vom Blatt- und Stammhöcker in den Teil, welcher dem Zellkörper angehört, über. Nach dem oben Gesagten ist es leicht, die Anwesenheit der Antheridien auf der Basis der jungen Pflanze zu begreifen (Fig. 15). Sie wurden auf dem Zellkörper gebildet, dieser aber wurde, wie schon gesagt, in die Entwicklung der jungen Pflanze mit hineingezogen und verlor so vollständig seine Selbständigkeit, so daß es dann aussah, als ob das eigentlich ihm angehörige Antheridium an der Basis der jungen Pflanze stände, was ohne genauere Untersuchung nicht verständlich war.

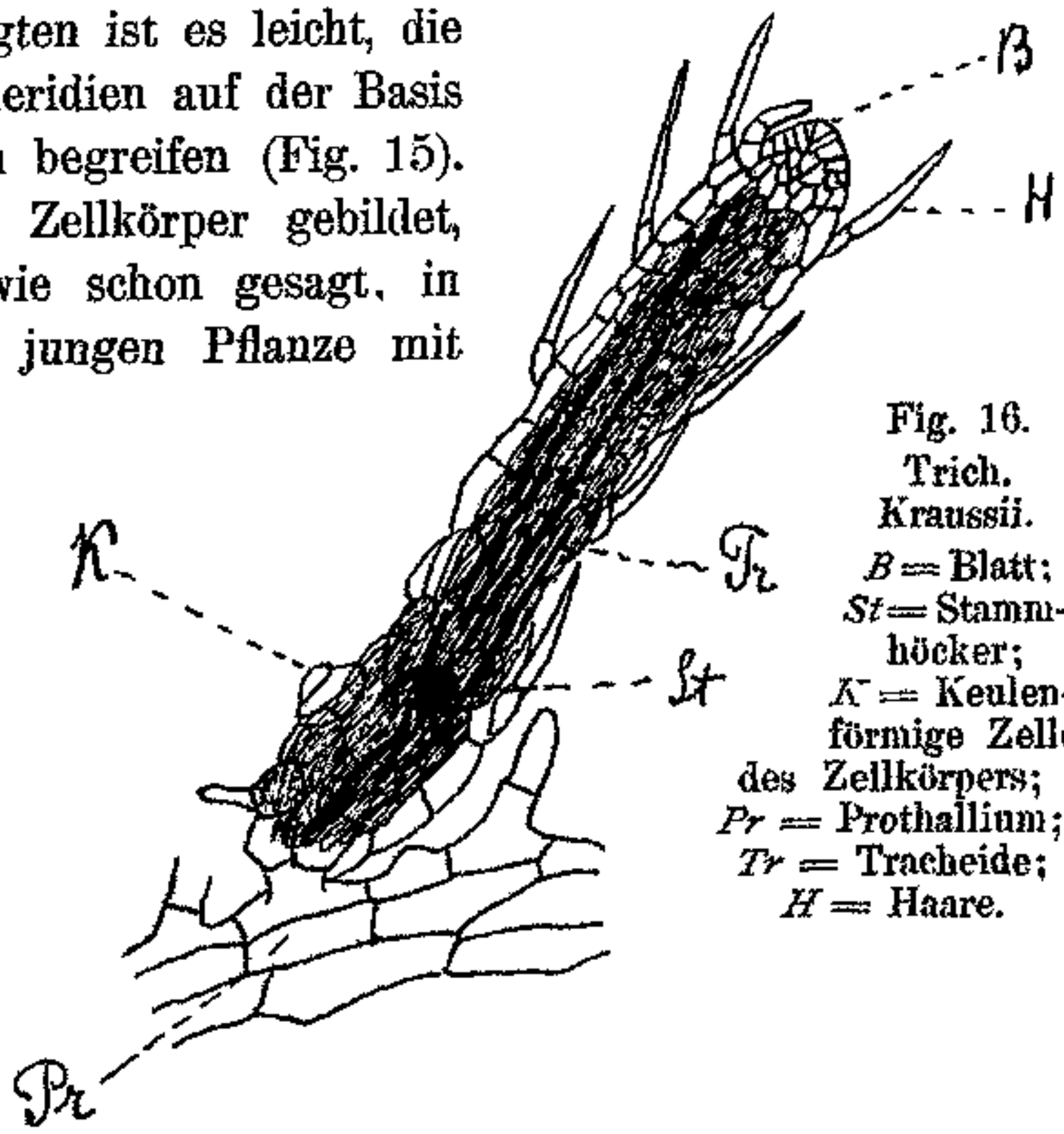


Fig. 16. Trich. Kraussii. *B* = Blatt; *St* = Stammhöcker; *K* = Keulenförmige Zelle des Zellkörpers; *Pr* = Prothallium; *Tr* = Tracheide; *H* = Haare.

Die junge Pflanze ernährt sich lange Zeit vermittelst des Prothalliums und mit Hilfe von Rhizoïden, welche an der Basis des Zellkörpers sich entwickeln, und erreicht oft mehr als 1 cm Länge, bevor die Wurzel sich bildet (Fig. 16). Hier ist, trotz der Größe des ersten Blattes, die keulenförmige Zelle des Zellkörpers noch bemerkbar, aber ganz zur Seite geschoben. Alle anderen Zellen des Zellkörpers bilden jetzt einen Teil des Sporophyten und sind dementsprechend differenziert, und es sieht so aus, als ob das Pflänzchen seinen Ursprung unmittelbar aus den Randzellen der Prothalliumfläche genommen hätte. Die Wurzel entsteht seitlich endogen, die Gewebe durchbrechend. Die allerersten Stadien ihrer Entwicklung konnte ich nicht finden, da ich nicht sehr viel Material hatte, aber es scheint, daß sie wie bei anderen Farnen verläuft, darum verfolgte ich auch ihre Entstehung nicht näher. Zwischen den Entwicklungsstadien habe ich eines gefunden, das eine Abweichung von der normalen Entwicklung zeigte. Der Zellkörper war in seinem oberen Teile einschichtig, im unteren mehrschichtig. Auf beiden Seiten des Körpers, in seiner mehrschichtigen Partie, waren Teilungen eingetreten. Ob von einer Seite Stammscheitel, von der anderen aber Blatt oder von einer Blatt, von der anderen Wurzeln entstehen würden, konnte man nicht mit Sicherheit sagen. Vielleicht gehört dieser Fall zu der durch De Bary[1]) beobachteten Abweichung (d), wo ein Sproß an der normalen Stelle entsteht, ihm gegenüber aber auf der anderen

Fig. 17. Trich. Kraussii.
B = Blatt; *Pr* = Prothallium;
H = Haare.

1) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

Seite ein anderer, oder zu dem Falle (e), wo die primären Glieder eines Sprosses sich auf beiden Seiten des Prothalliums verteilen. Leitgeb[1]) hat eine Erklärung für dieses Phänomen gegeben und solche Fälle experimentell erhalten, indem er eine Veränderung der Richtung der Beleuchtung vollzog. Ich werde bei der Beschreibung von Notochlaena Eckloniana genauer auf solche Fälle eingehen.

IV. Aposporie.

Auf den von mir untersuchten Kulturen von Tr. Kraussii entwickelten sich die Sporangien gar nicht, dafür aber waren die Fälle der Aposporie nicht selten. Fig. 17 stellt einen solchen Fall dar. Die Spitze des Blattes hat ein Prothallium gebildet, seine Fläche ist schon ziemlich groß, und soeben ist durch antikline Teilung die keulenförmige Scheitelzelle in die zweischneidige verwandelt worden.

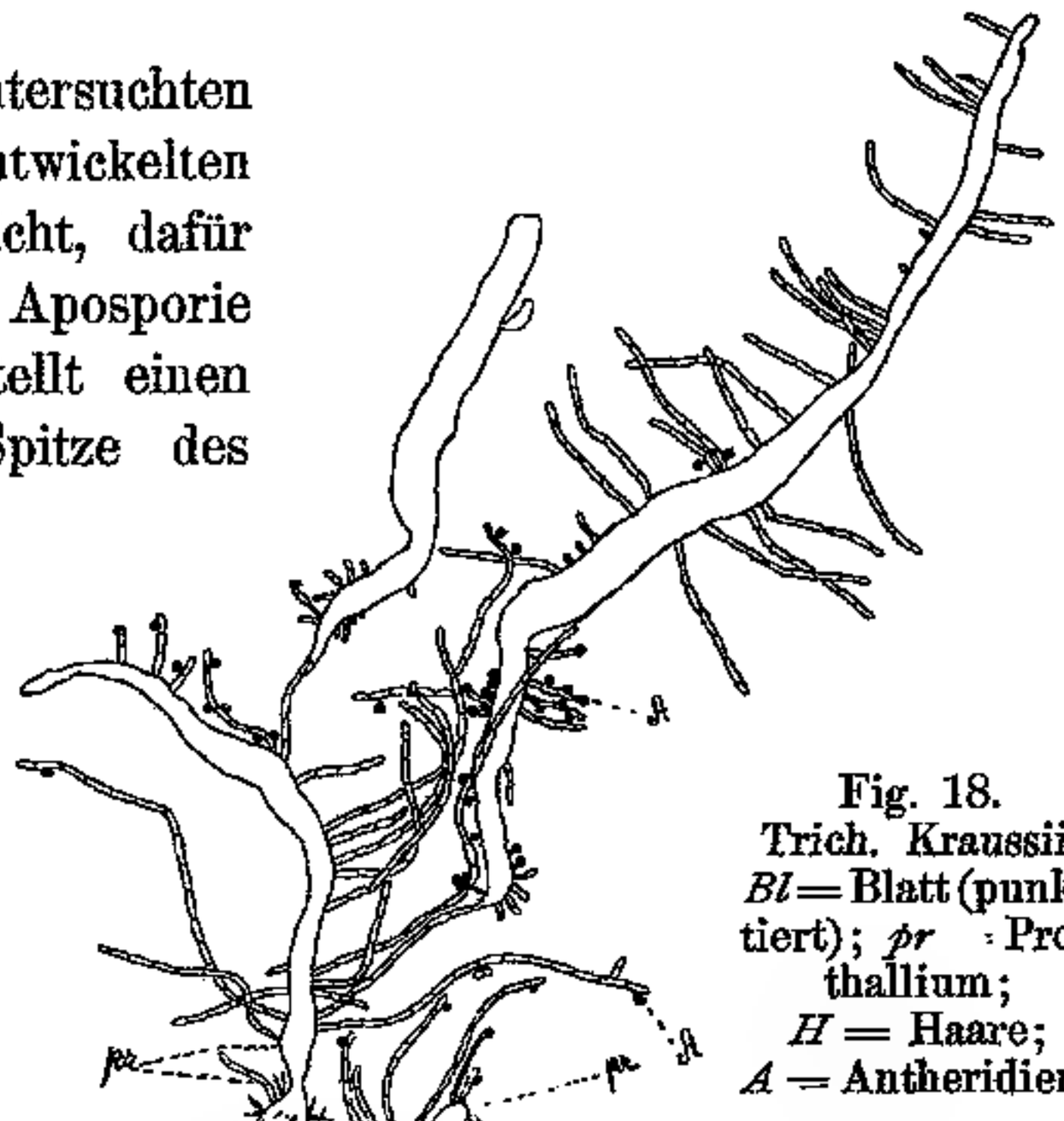


Fig. 18.
Trich. Kraussii.
Bl = Blatt (punktiert); *pr* = Prothallium;
H = Haare;
A = Antheridien.

In einem Falle war sogar das Prothallium, welches aus der Spitze des Blattes hervorwuchs, größer als das Blatt selbst (Fig. 18). Rechts auf der Zeichnung sieht man eine apospore Prothalliumfläche hervorwachsen, welche sehr reich mit Antheridien bedeckt ist; diese bilden sogar Antheridienstände. Die Aposporie kann noch weiter gehen: es kann nicht nur die Sporangienbildung, sondern auch die Bildung des Prothalliums selbst unterbleiben und direkt aus den Zellen des Sporophylls können die Antheridien emporwachsen (Fig. 19). Dies ist ein Fall nicht nur von Aposporie, sondern auch von Apoprothallie. Ich konnte auch künstlich Aposporie

1) Leitgeb, Die Sproßbildung an apogamen Farnprothallien. Berichte der Deutschen Bot. Ges. 1885, III.

hervorrufen dadurch, daß ich die abgeschnittenen Blätter von Trichomanes Kraussii einige Wochen auf Lehm liegen ließ. Einen solchen Fall stellt Fig. 20 dar, wo Prothalliumfäden und eine Prothalliumfläche aus den Rand- und Flächenzellen des Blattes selbst (Mittelnerv) hervorwuchsen.

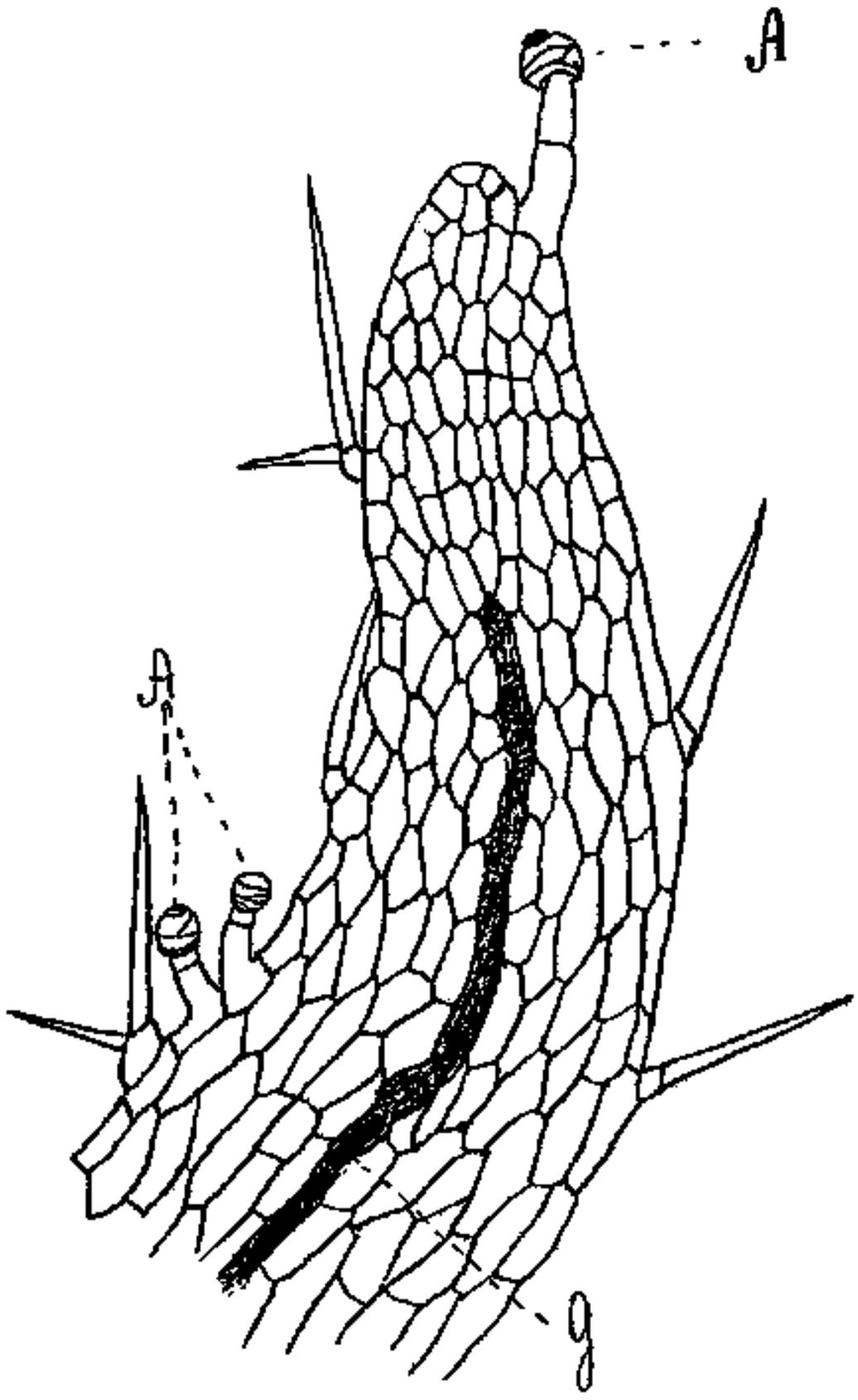


Fig. 19. Trich. Kraussii.
A = Antheridien; *G* = Gefäße.

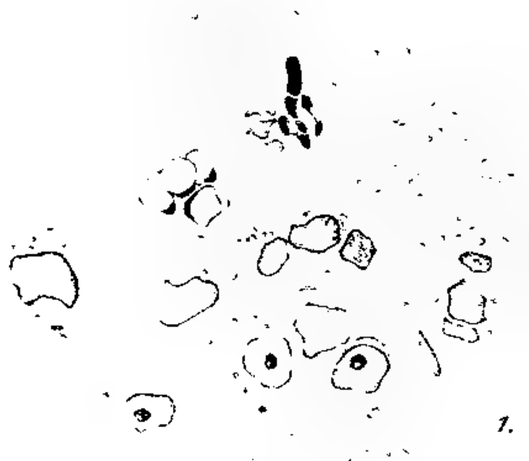
Pellaea flavens (Prt.) (Notochlaena flavens).

Pellaea flavens gehört zu den xerophilen, kalkliebenden amerikanischen Polypodiaceen aus der Abteilung der Perideae-Cheilanthinae.

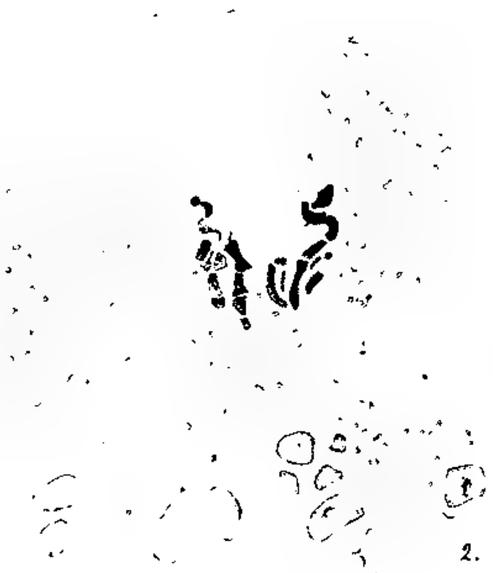
Die Sporen wurden Ende April ausgesät, und nach fünf Wochen wurden die jungen apogamen Pflanzen angelegt.

Die Archegonien fehlten vollständig, die Antheridien waren nicht besonders zahlreich und befanden sich bald auf besonderen kleinen ameristischen Prothallien, bald auf denselben Prothallien, auf welchen die jungen Pflanzen entstanden. Die Spermatozoiden entwickelten sich, und einmal konnte ich sie in Bewegung beobachten.

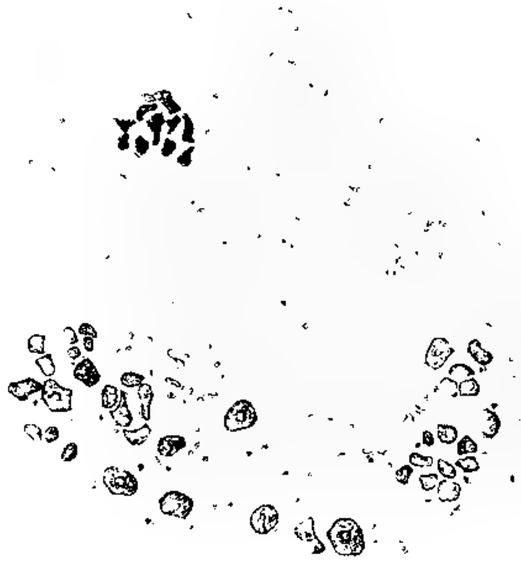
Die Bildung der apogamen Pflanze vollzieht sich auf folgende Weise: Wenn das Prothallium noch ganz klein, ungefähr $1^1/_2$ mm groß ist, bildet sich ein mehrschichtiges Polster durch Ausstreckung des apikalen Meristems der Bucht (Fig. 21, *a*). Auf dieser Figur ist bei dem Prothallium nur ein Lappen entwickelt; diese Erscheinung war bei allen apogamen Arten sehr häufig. Sehr frühzeitig entwickeln sich im Innern des Prothalliums im mehrschichtigen langgestreckten Gewebe eine oder mehrere Tracheïden. Die Zellen des Höckers sind mit sehr dichtem Protoplasma erfüllt, das sich nicht leicht entfernen ließ. An seiner Spitze erscheint nach einiger Zeit eine Blattscheitelzelle, aber die Zeit ihrer Differenzierung ist sehr verschieden: manchmal tritt dieselbe erst dann ein, wenn der Höcker zu einem zungenförmigen Auswuchs von mehr als 1 mm herangewachsen ist (Fig. 21 *b*); manchmal auch sind



1.

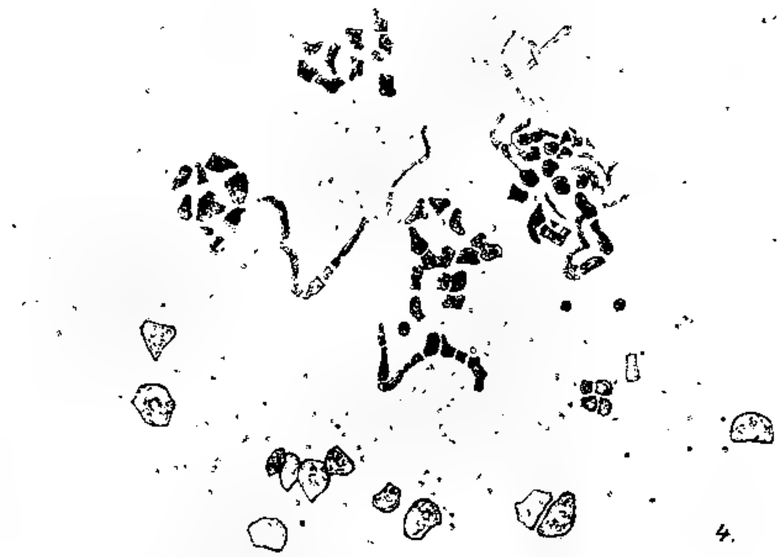


2.



3.

5.

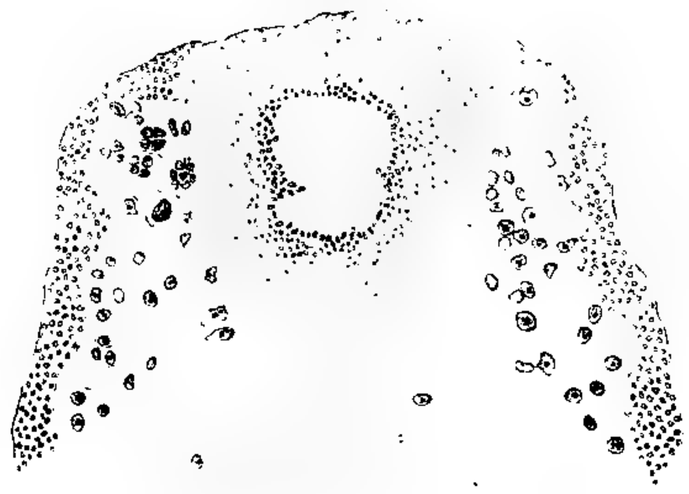


4.

6.

7.

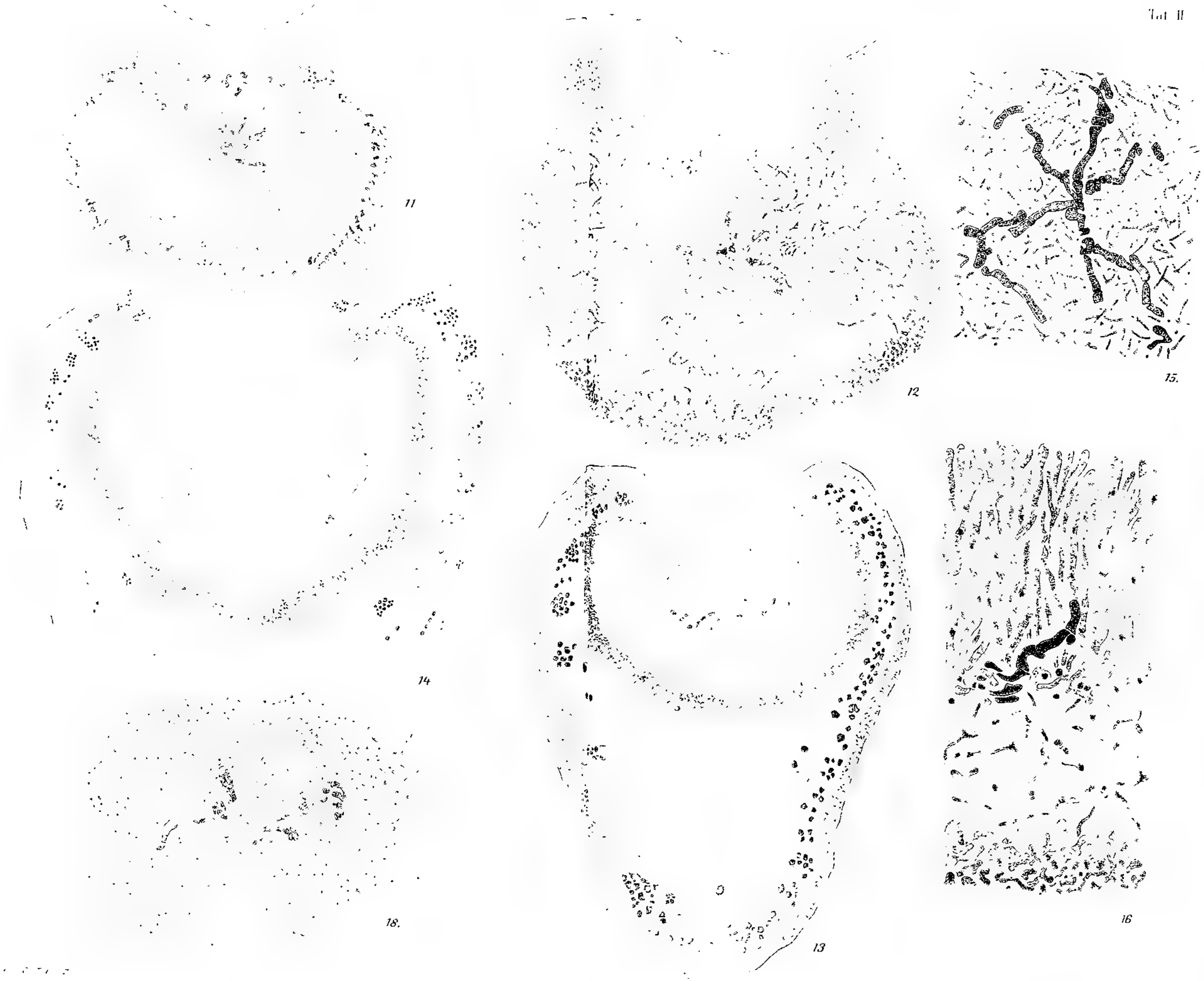
9.



10.

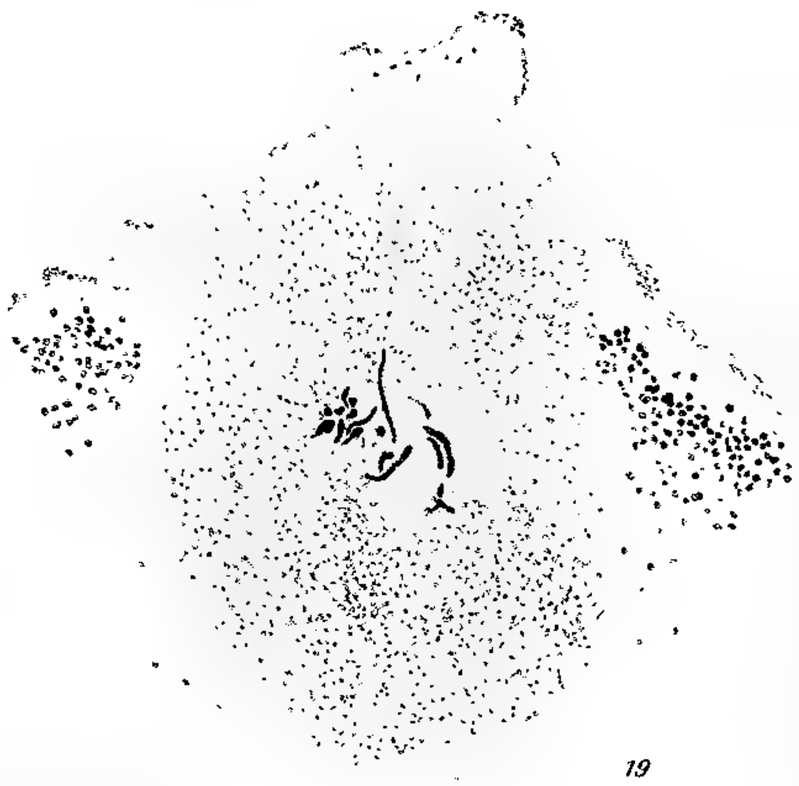
8.

Verlag von Gustav Fischer in Jena



...ertag von Gustav Fischer in Jena.

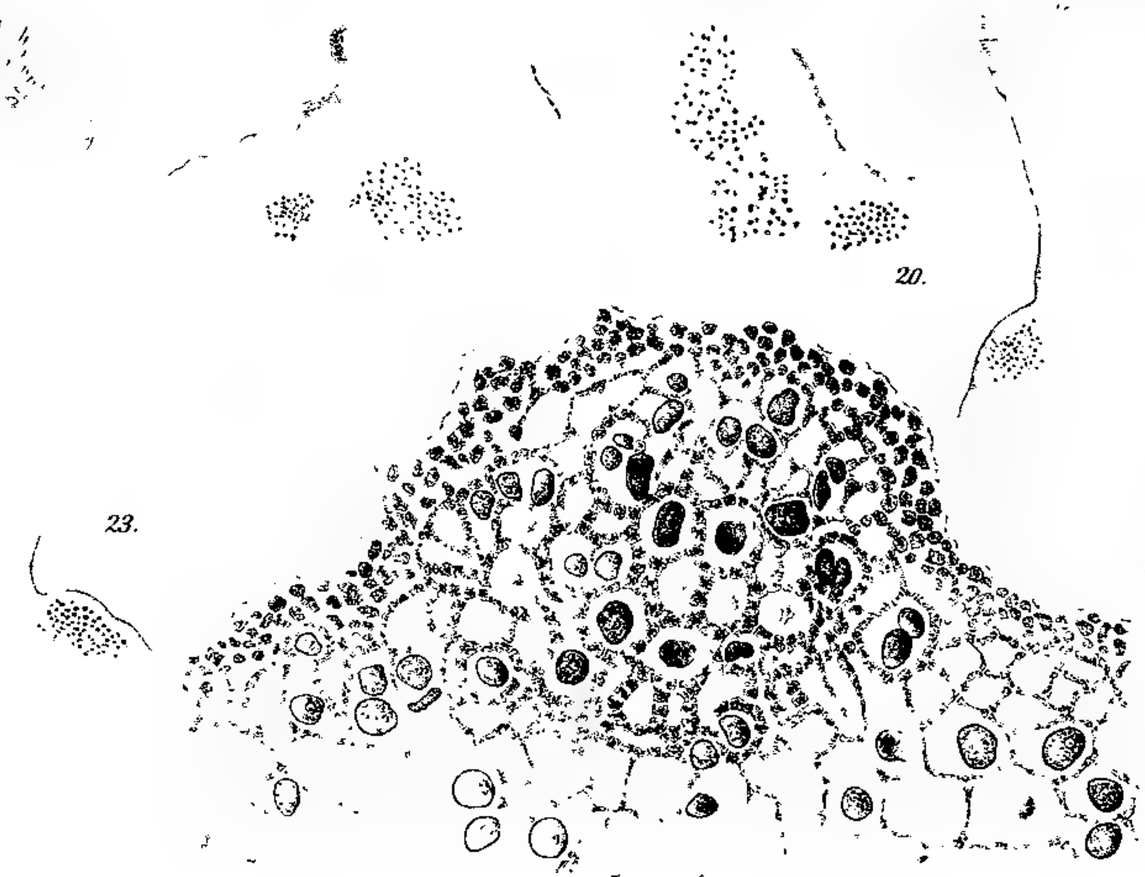
17.



19

21.

20.



23.

22.

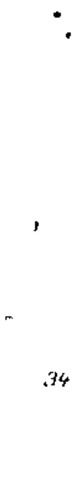
24.

25.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

26

27



34

33

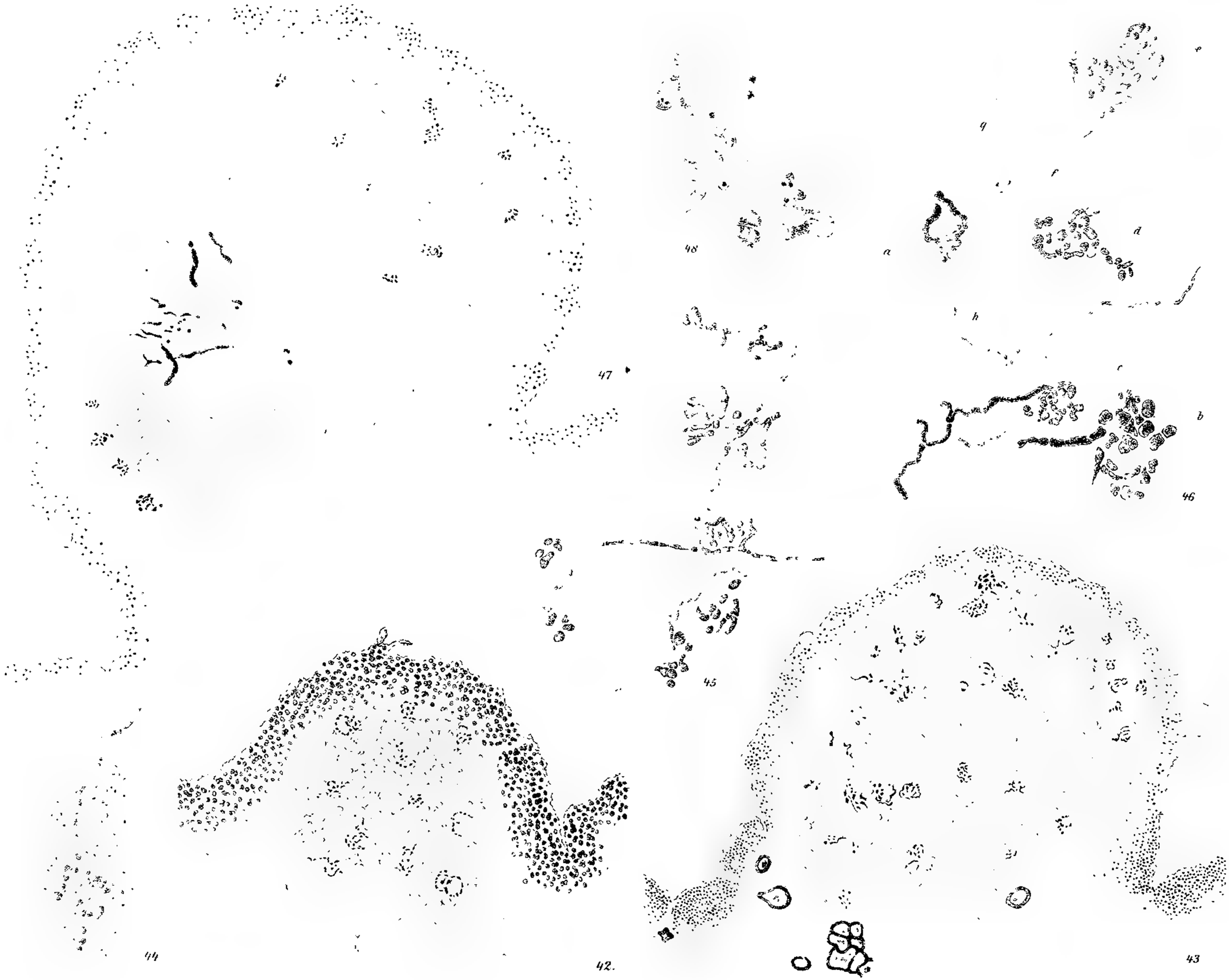
28.

30.

29

E Laue Lith Inst Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena



Verlag von Gustav Fischer in Jena

49
50.
51

die Tracheïden schon vorhanden, während die Blattscheitelzelle noch fehlt (Fig. 21 *c*). Dieses erste Blatt erreicht seine völlige Entwicklung nicht und bleibt verkümmert. Sogar in den Fällen, wo es eine Länge von mehr als 1 cm hatte, blieben seine Zellen undifferenziert, nur langgestreckt und manchmal auch ohne Tracheïden im Innern. In anderen Fällen aber hatte es eine unbedeutende Größe, war mit bloßem Auge nicht sichtbar, die Scheitelzelle dagegen war an der Spitze schon zu sehen (Fig. 21 *d*). Oft bedeckte sich diese letzte mit den für den Sporophyten charakteristischen Haaren (Fig. 21 *e*), zeigte aber doch keine

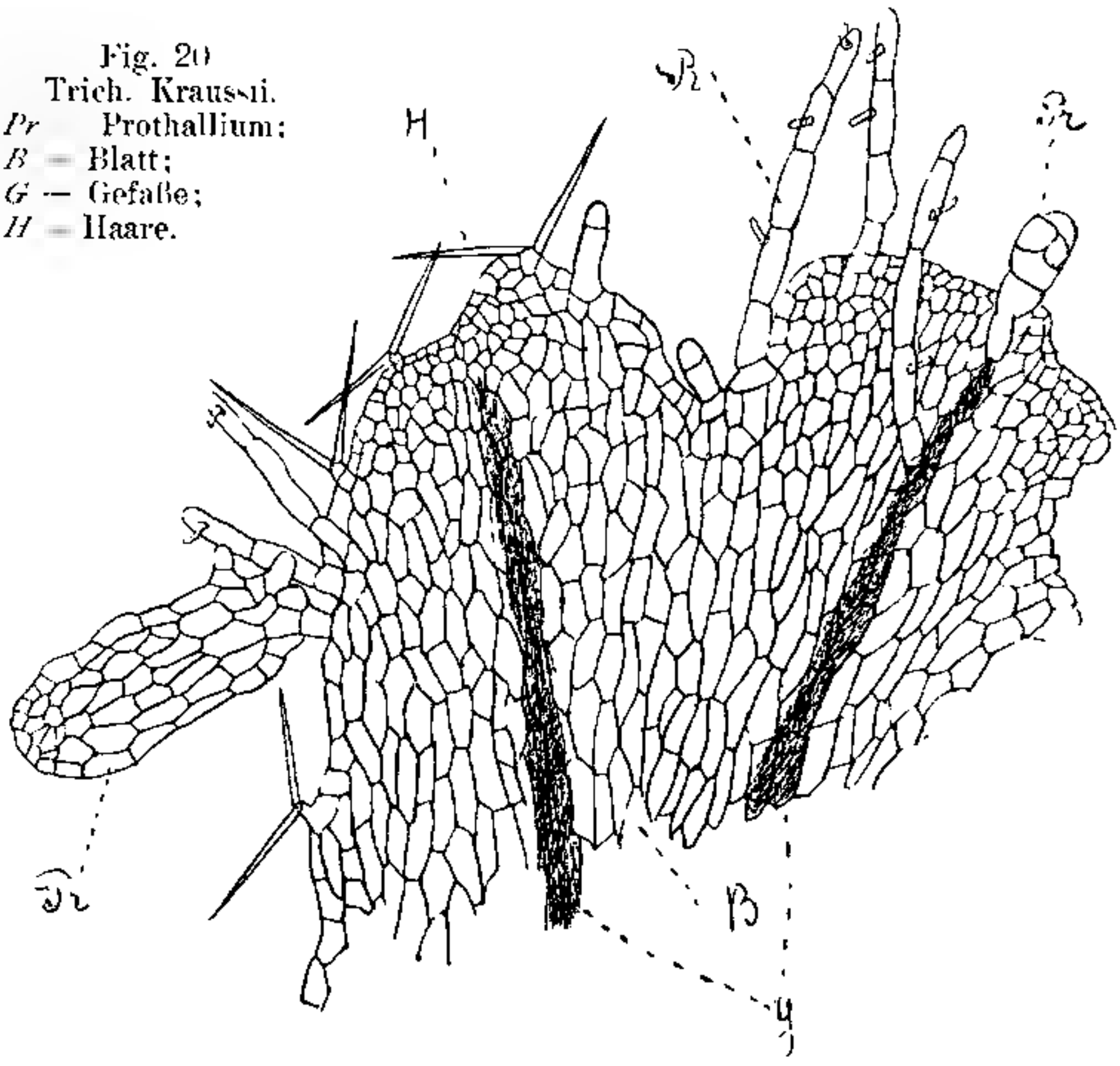


Fig. 20
Trich. Kaussii.
Pr — Prothallium;
B — Blatt;
G — Gefäße;
H — Haare.

weitere Entwicklung. Nur einmal in den Landkulturen fand ich, daß an der Basis eines solchen Auswuchses zwei Spaltöffnungen vorhanden und die Wände der Zellen gewellt waren. Auch dieser Mittellappen kann von verschiedener Größe sein, zu der Zeit, wo die ersten Teilungen unter der Bucht sich zeigen, die zur Bildung eines Stammhöckers führen. Die Teilungen verlaufen unabhängig von dem Blatthöcker und sind von ihm manchmal durch einige Reihen großer Prothalliumzellen getrennt (Fig. 22). Diese kleine Gruppe von Zellen, welche den Stammhöcker bilden, ragt von Anfang an sehr stark über die großen Zellen des

Prothalliums und die Basis des verkümmerten Blattes hervor. Auf Fig. 22 sind die Tracheïden noch anwesend. Auf Fig. 23 enthält das verkümmerte Blatt eine Tracheïde, und unten sieht man eine Gruppe von Zellen, zu welchen auch eine Tracheïde führt. Diese Teilungen leiten die Bildung der Stammscheitelzelle ein; es bildet sich ein Höcker, der sich allmählich mit Haaren umgibt, welche die Stammscheitelzelle schützen; manchmal aber liegt die Stammscheitelzelle fast ohne Haare

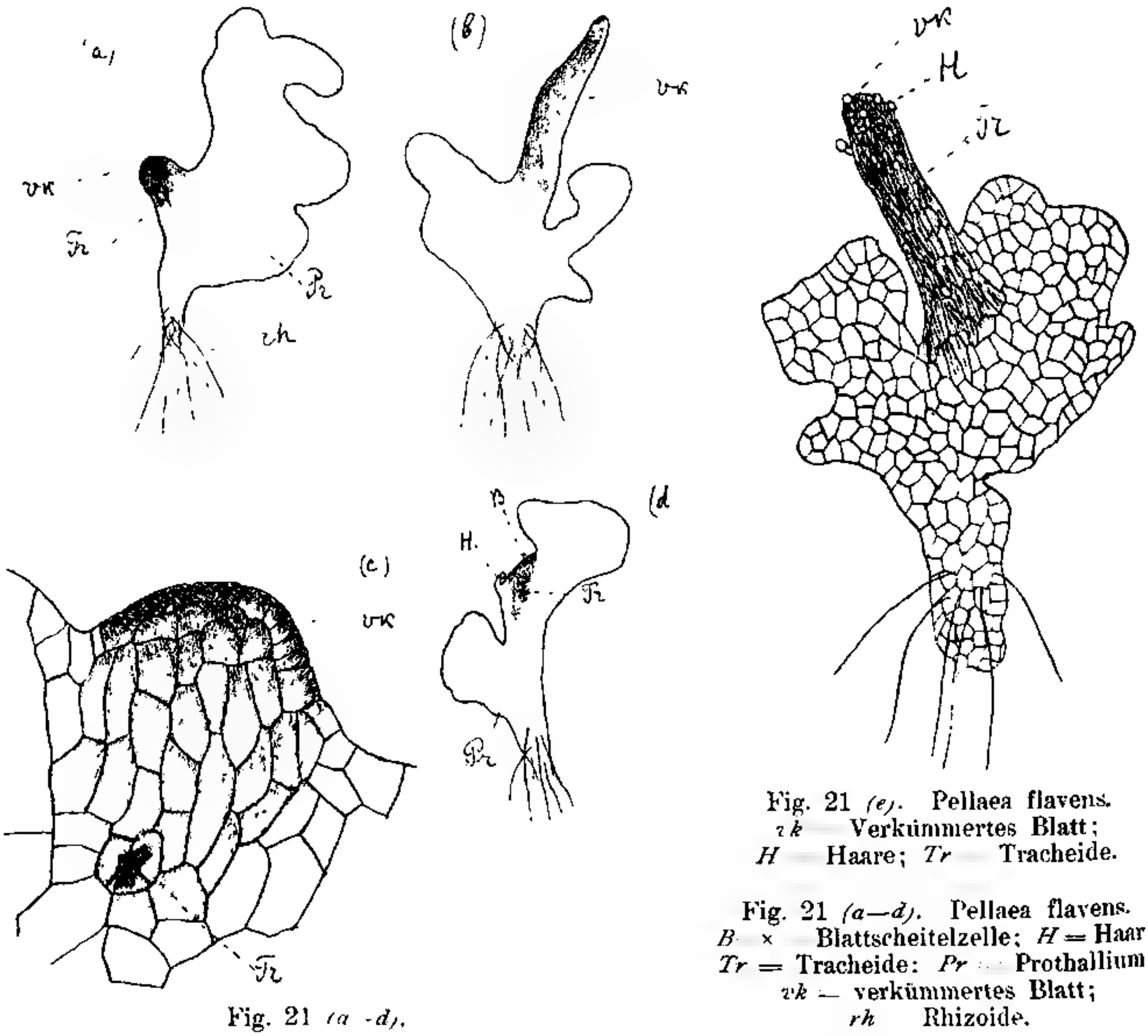


Fig. 21 *(e)*. Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
H = Haare; *Tr* = Tracheide.

Fig. 21 *(a—d)*. Pellaea flavens.
B × = Blattscheitelzelle; *H* = Haar;
Tr = Tracheide: *Pr* = Prothallium;
vk = verkümmertes Blatt;
rh = Rhizoide.

auf einem Höcker (Fig. 24). Die Tracheïden des Stammhöckers werden unabhängig von denen des verkümmerten Blattes angelegt (Fig. 25) und vereinigen sich erst später miteinander.

Einige Zeit nach der Differenzierung der Stammscheitelzelle erscheint auf demselben Höcker mit ihr die Scheitelzelle des zweiten, resp. ersten Blattes (Fig. 26). In einigen Fällen fand ich, daß zu der Zeit, wo

die Scheitelzelle für das zweite Blatt auf dem Stammhöcker schon vorhanden war, das erste verkümmerte Blatt noch keine Blattscheitelzelle hatte, wie das der Fall auf Fig. 26 ist, und vielleicht wurde diese überhaupt nicht mehr gebildet. Die Stammscheitelzelle liegt jetzt zwischen dem zweiten Blatte und der Prothalliumfläche. Die Haare, die den Stammhöcker umgeben, werden zu Schuppen, indem sie später ihre Basis verbreitern und so bei dieser xerophilen Form einen vorzüglichen Schutz der jungen Pflanze liefern. Das zweite Blatt wächst sehr rasch weiter, bildet nach einiger Zeit einen bedeutenden Höcker und ist wie die normalen Blätter der anderen Farne eingekrümmt; es entwickelt sich ganz normal weiter. Die Teilungen der Stammscheitelzelle aber gehen langsam vor sich, wie es aus den Zeichnungen zu ersehen

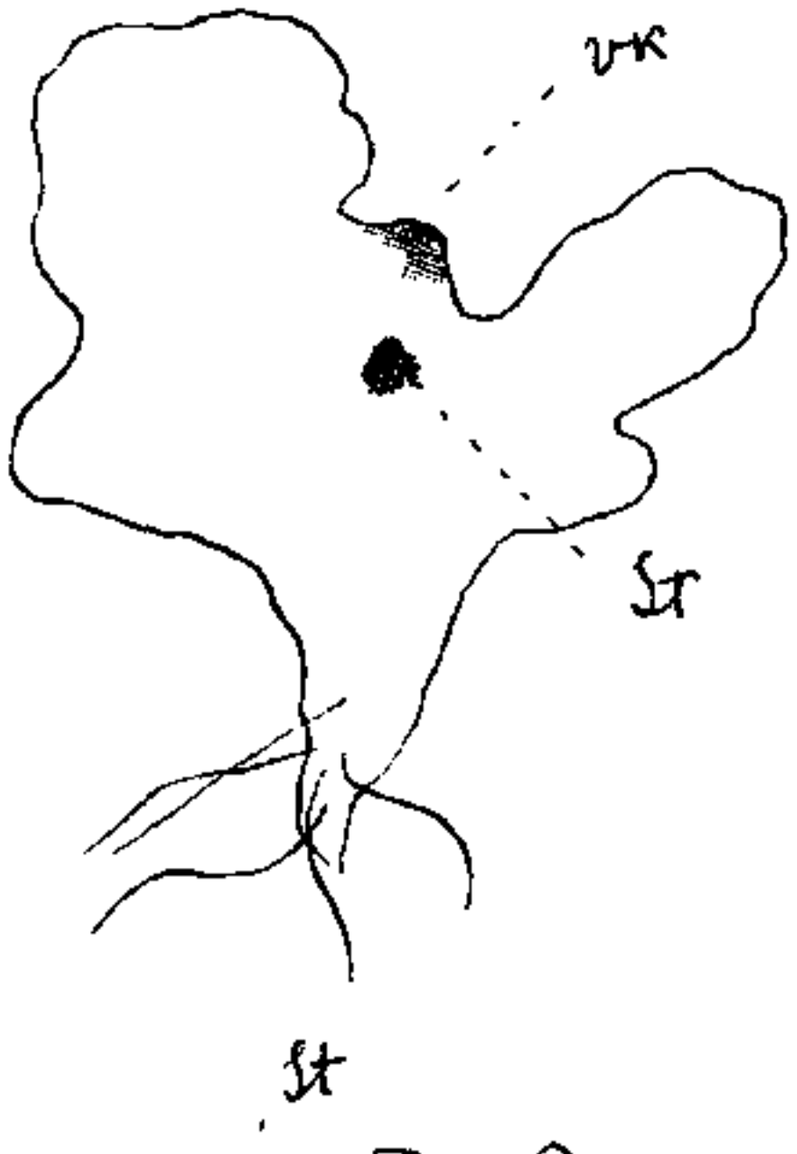
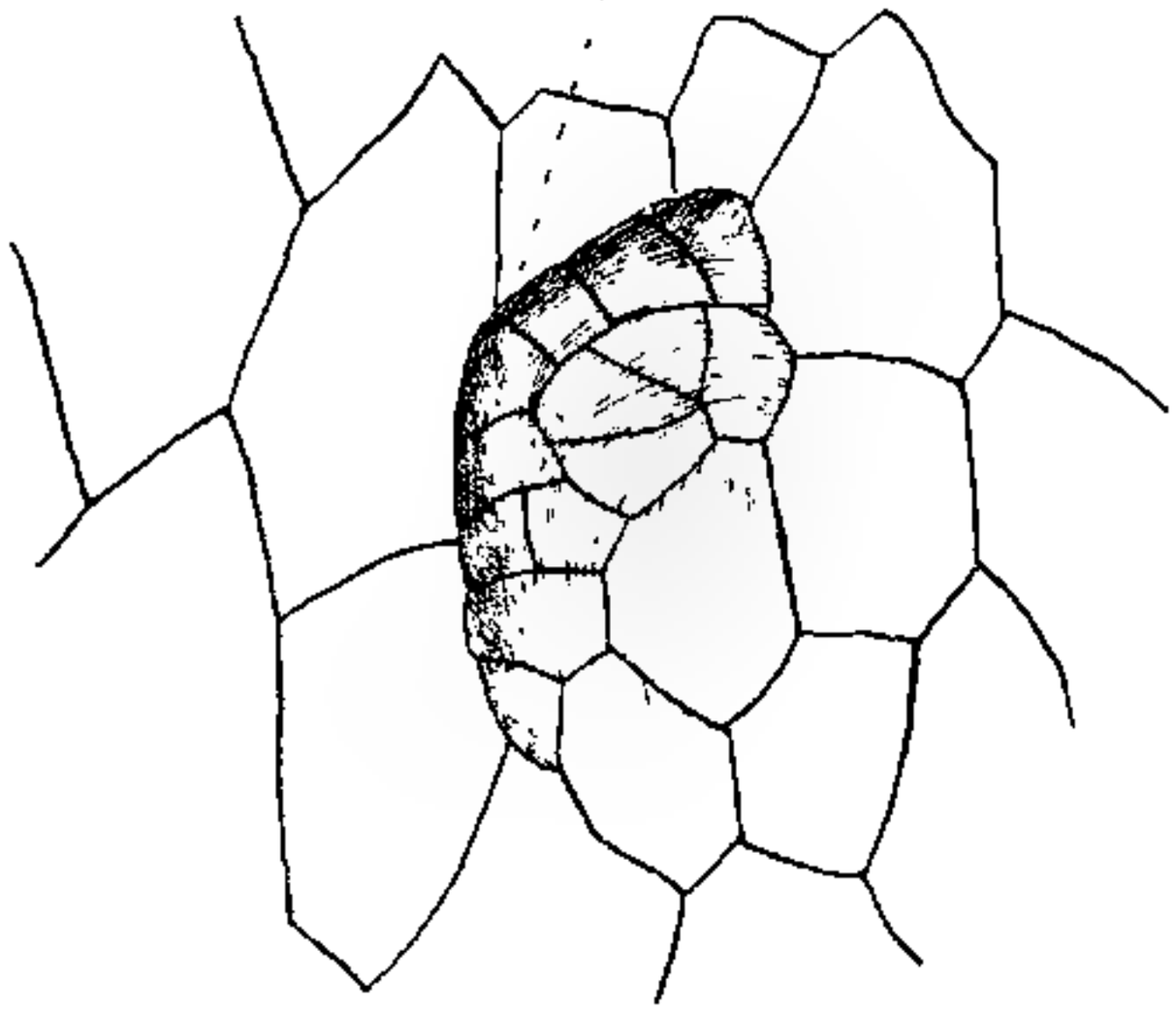


Fig. 22. Pellaea flavens. *St* = Stammhöcker; *vk* = verkümmertes Blatt.



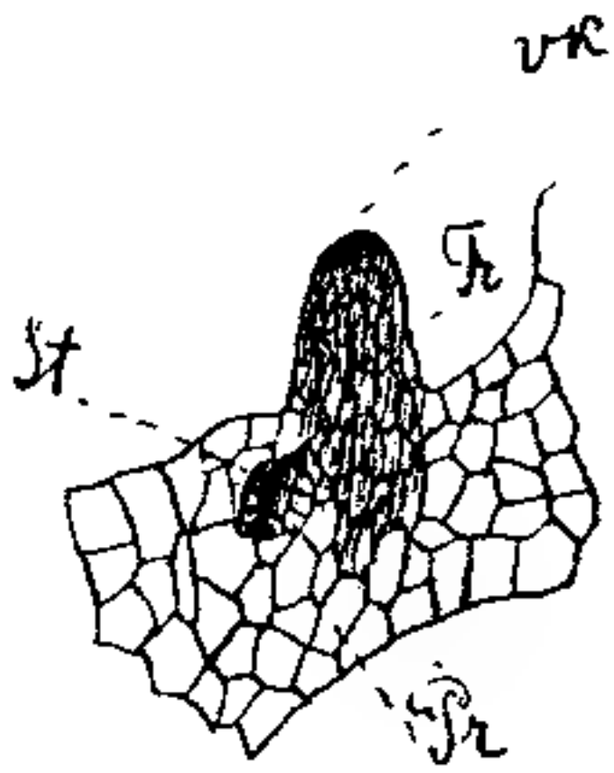


Fig. 23. Pellaea flavens. *St* = Stammhöcker; *vk* = verkümmertes Blatt; *Tr* = Tracheide; *Pr* = Prothall.

ist. Die Wurzel bildet sich zuletzt, gewöhnlich nach der Bildung des zweiten Blattes, manchmal sogar später. Sie wird auch unabhängig vom Blatt und Stammhöcker endogen im Innern des Prothalliums angelegt. Fig. 27 zeigt einen Fall, wo die Wurzel früher als sonst gebildet wurde. Oben sieht man eine Blattscheitelzelle: der zungenförmige Auswuchs

war hier nicht vorhanden und die Blattscheitelzelle auf frühem Entwicklungsstadium stehen geblieben. Auf beiden Seiten des Scheitels sind einige Zellwände frühzeitig gewellt, wie es bei den normalen Blättern der Fall ist. Der Teil des Prothalliums zwischen dem verkümmerten Blatte und dem unten liegenden, neu entstandenen, ist mehrschichtig. Die Blattscheitelzelle des zweiten Blattes ist eben gebildet,

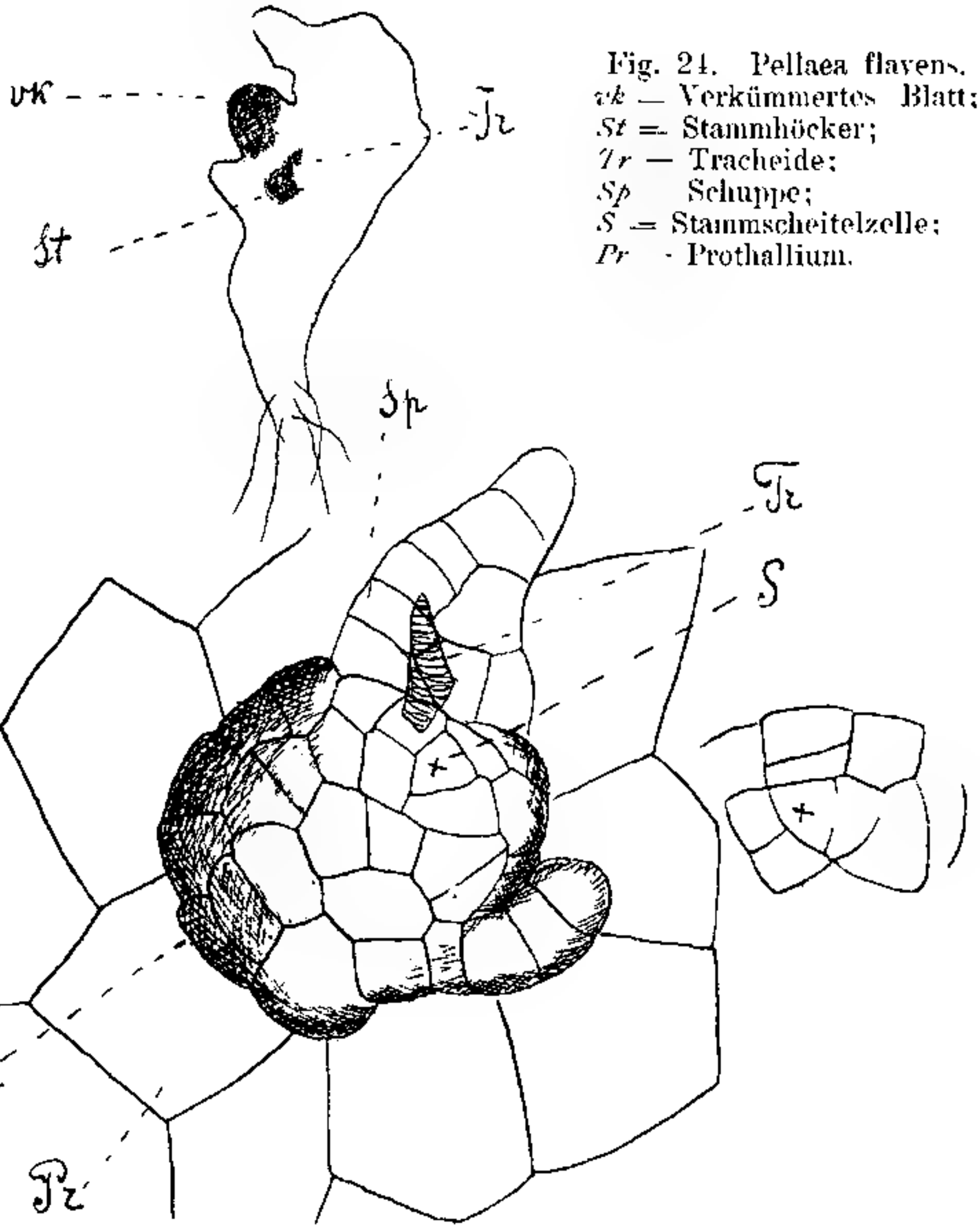


Fig. 24. Pellaea flavens.
vk — Verkümmertes Blatt;
St = Stammhöcker;
Jr — Tracheide;
Sp Schuppe;
S = Stammscheitelzelle;
Pr · Prothallium.

und zwischen ihm und der Prothalliumfläche liegt die Stammscheitelzelle. Im mehrschichtigen Teile des Prothalliums, etwas weiter nach unten, unabhängig von den übrigen Gliedern der Keimpflanze, findet man die Wurzel angelegt, von welcher aus sich nach oben eine lange Tracheïde hinzieht. Nur in diesem einzigen Falle war die Wurzel so früh entwickelt, gewöhnlich aber entsteht sie, wie schon gesagt, nach der Bildung des zweiten Blatthöckers. Die weitere Entwicklung der

Keimpflanze bei P. flavens verläuft wie bei einer normal aus einem befruchteten Ei entstehenden.

Pellaea nivea (Prt.)
(Notochlaena nivea)
(Desv. Hk. Bk.).

Pellaea nivea ist auch ein zu derselben Abteilung gehöriger Farn. Die Gattung Pellaea steht den Gattungen Notochlaena und Cheilantes so nahe, daß eine systematische Grenze zwischen diesen drei kaum durchführbar ist. Wie Pel. flavens, so ist auch P. nivea eine aus Amerika stammende xerophile Felsenform, welche vorzugsweise auf Kalkboden lebt; sie ist aber nicht allein mit Schuppen, sondern auch mit einem Wachsüberzug bedeckt, was schon bei gröberer Untersuchung die kleine apogame Pflanze von P. nivea von derjenigen der vorigen Art unterscheidet.

Auch hier waren Archegonien nie vorhanden; die Antheridien entwickelten sich bald mit der apoga-

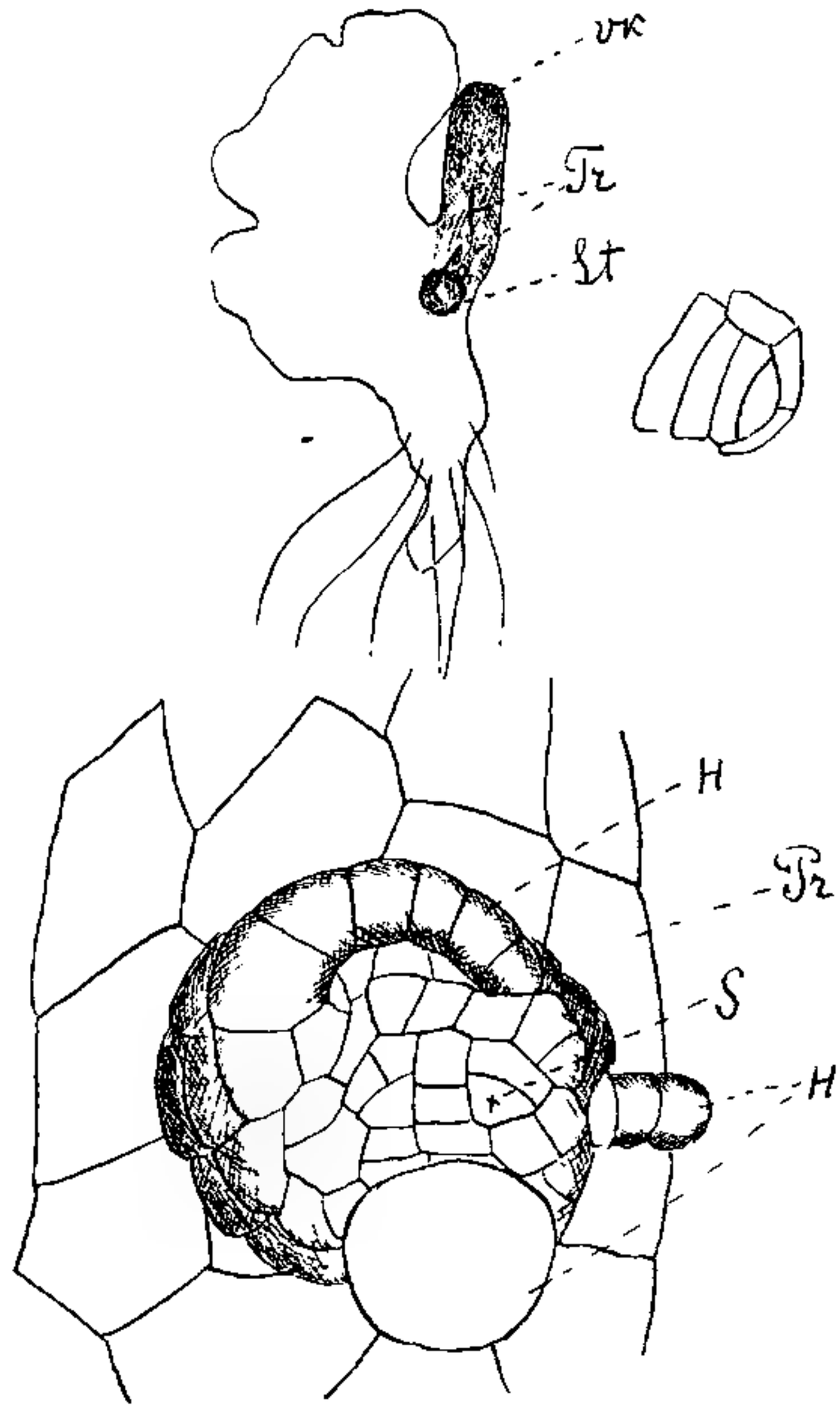


Fig. 25. Pellaea flavens. *vk* Verkümmertes Blatt; *Tr* = Tracheide; *St* = Stammhocker; *H* Haare; *Pr* = Prothallium; *S* = Stammscheitelzelle.

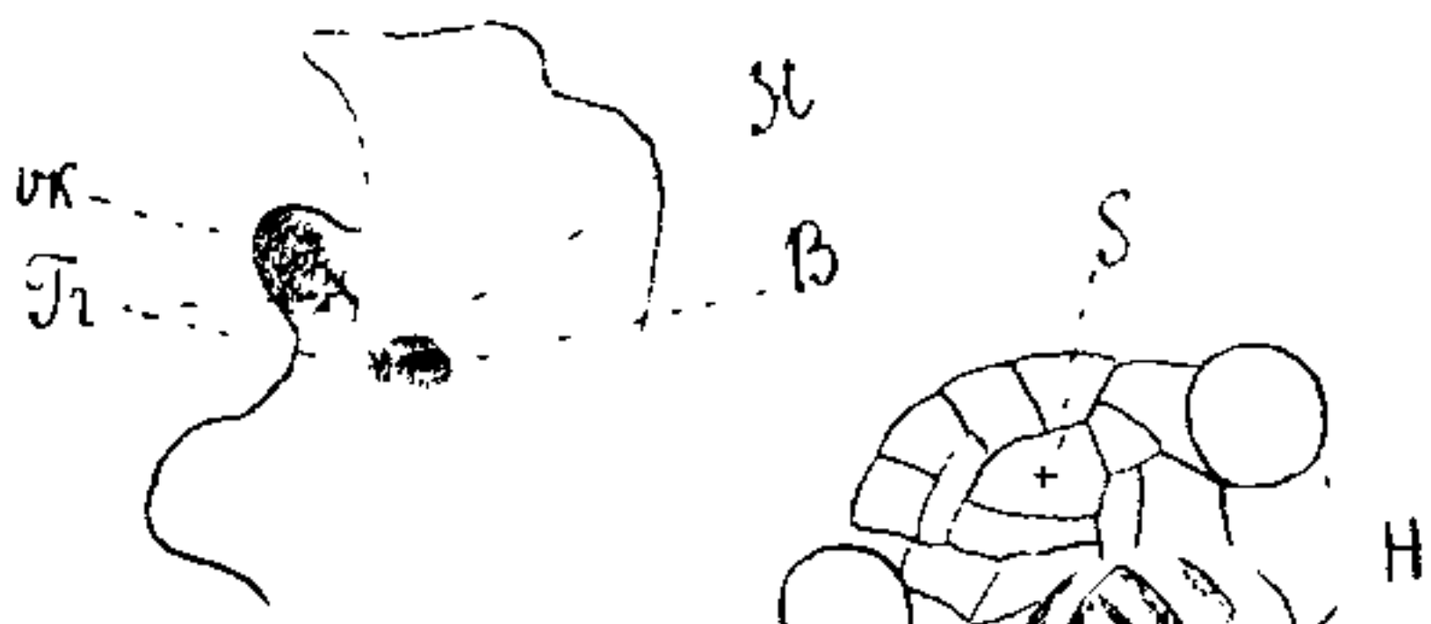


Fig. 26. Pellaea flavens. *vk* = Verkümmertes Blatt; *Tr* = Tracheide; *St* = Stammhöcker; *B* = Blatthöcker; *S* = Stammscheitelzelle; *H* = Haare.

men Pflanze auf demselben Prothallium, bald auf besonderen kleinen ameristischen männlichen. Die Spermatozoiden, die ihre völlige Entwicklung erreichen, sind bewegungsfähig. Der Bau der Antheridien stimmt mit dem der anderen Polypodiaceen überein, und nur einmal habe ich eines gefunden, dessen Wandzellen mit sehr breiter Basis dem

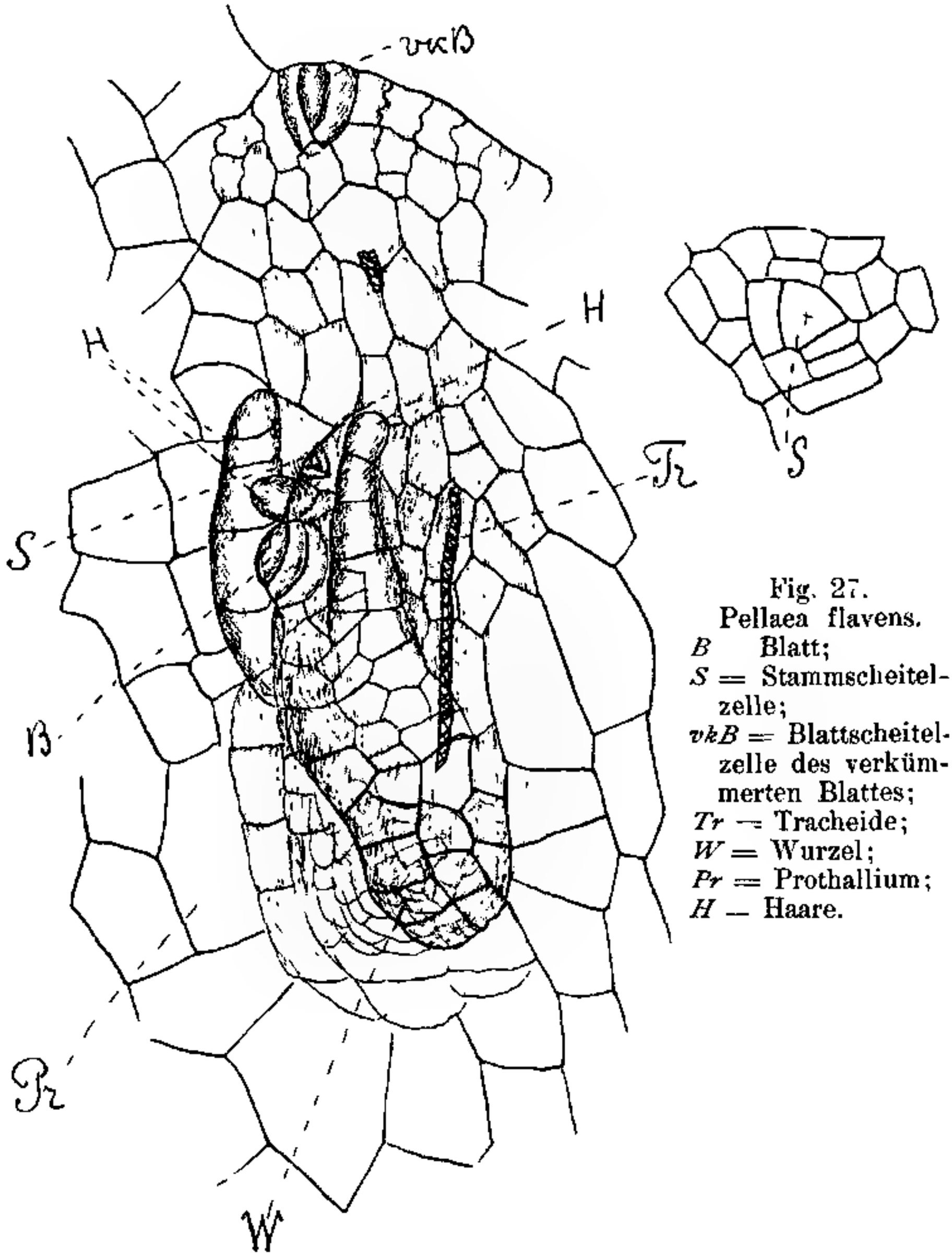


Fig. 27.
Pellaea flavens.
B Blatt;
S = Stammscheitelzelle;
vkB = Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes;
Tr = Tracheide;
W = Wurzel;
Pr = Prothallium;
H — Haare.

Prothallium aufsaßen. Alle Prothallien, welche ich zur Untersuchung genommen habe und die zu verschiedenen Jahreszeiten ausgesät waren, entwickelten immer nur ein einziges Pflänzchen in der Bucht des Prothalliums dort, wo gewöhnlich die weiblichen Geschlechtsorgane stehen.

Die Entwicklung der apogamen Pflanze ist folgende: die Zellen, welche in der Bucht liegen, teilen sich lebhaft und bilden ein dicht

mit Protoplasma erfülltes Polster, dessen Zellen sich etwas vorwärts strecken, und im oberen Teil differenziert sich eine Blattscheitelzelle (Fig. 28 *a, b*). Manchmal erreicht dieses verkümmerte Blatt eine Länge von 1 cm, zeigt aber gewöhnlich keine weitere Differenzierung. Auf einigen Präparaten fand ich, daß auf einem solchen verkümmerten Blatte der beblätterte Sproß entstand (Fig. 29), aber solche Fälle waren bei dieser Art in meiner Aussaat sehr selten, und ich denke, daß ihre Erscheinung auf Lichtmangel zurückzuführen ist. Wie wir später sehen werden, erhielt ich ähnliche Fälle bei Pel. flavens durch Verdunkelung.

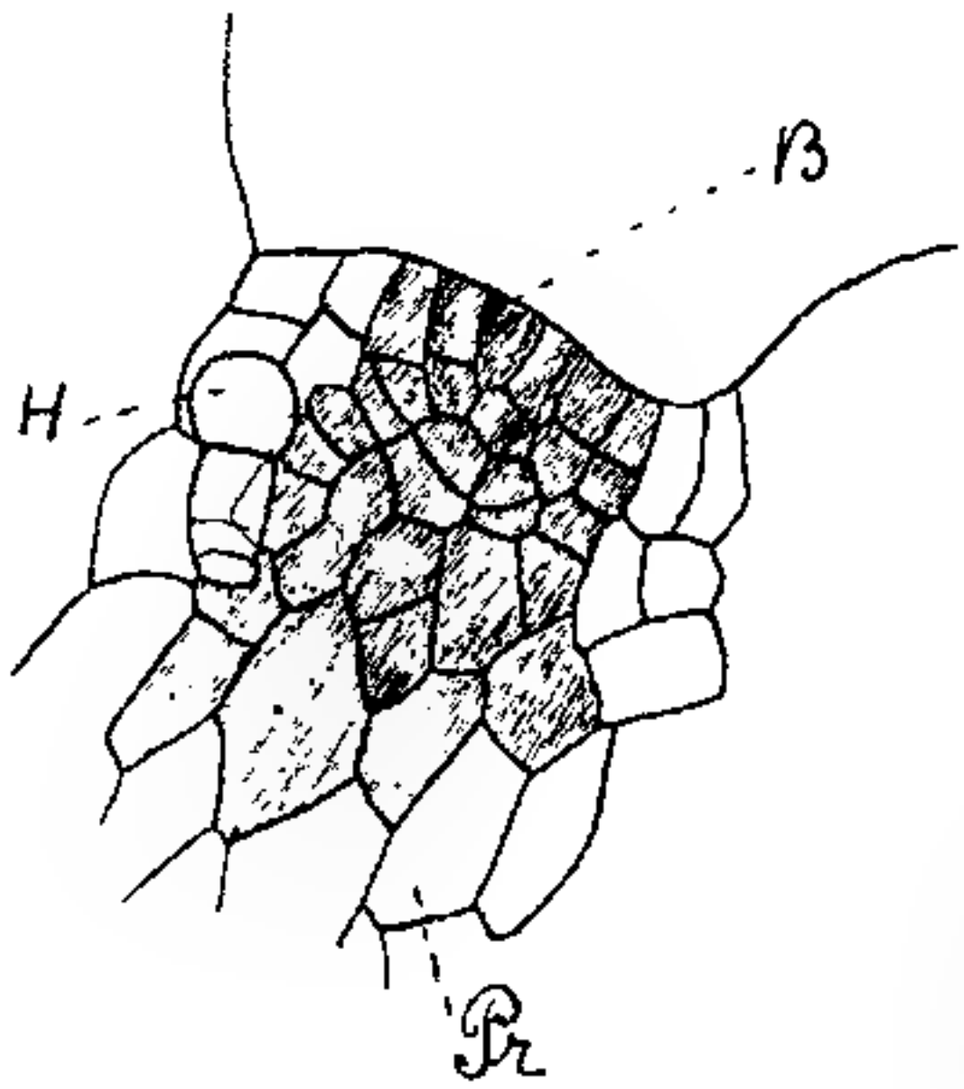


Fig. 28 *(a)*.
Pellaea nivea.
B = Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes;
H = Haar;
Pr = Prothallium.

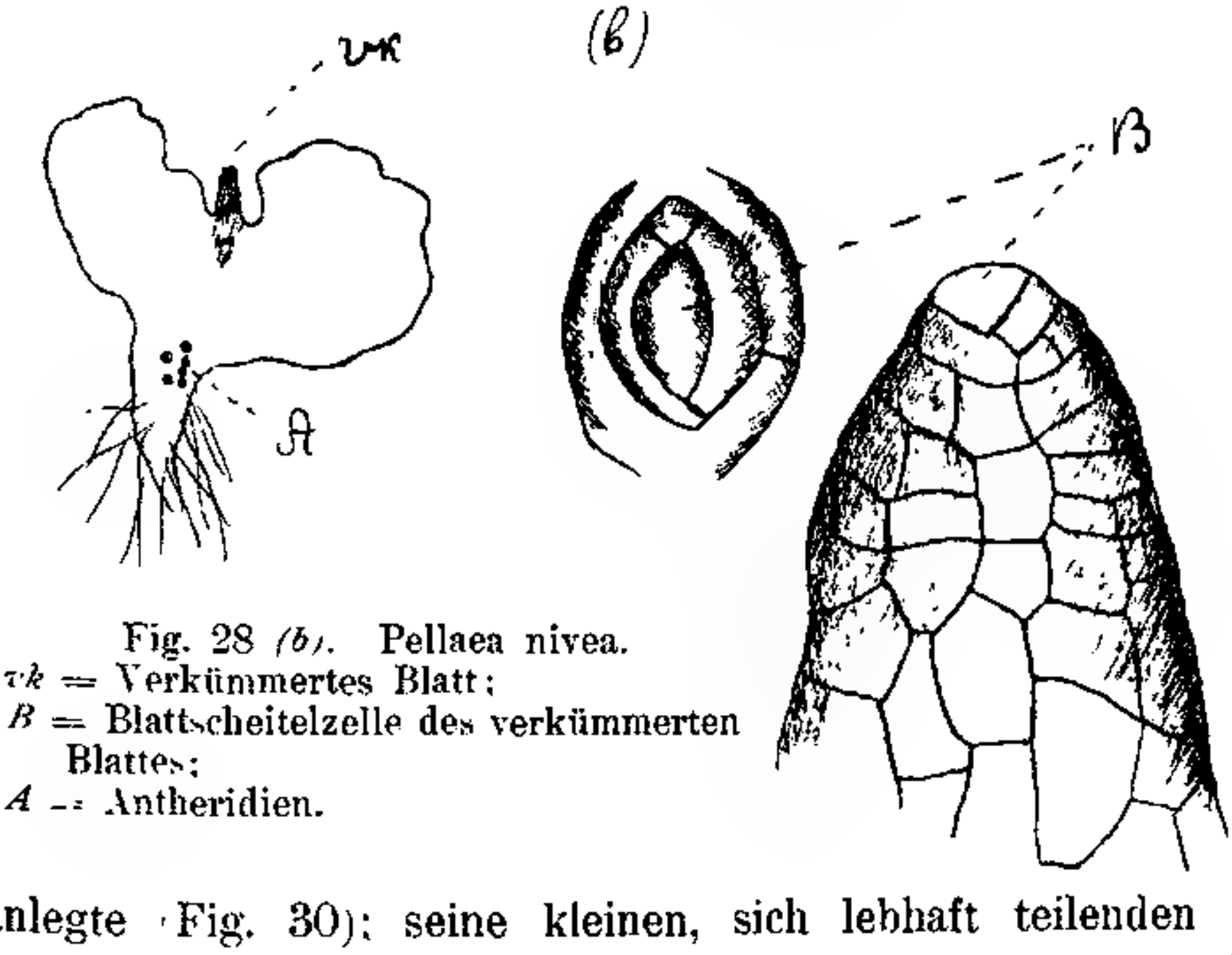


Fig. 28 *(b)*. Pellaea nivea.
vk = Verkümmertes Blatt;
B = Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes;
A = Antheridien.

In den Fällen, wo das verkümmerte Blatt aus dem apikalen Meristem entstand, bildete sich die Stammscheitelzelle auf einem Höcker, der sich ganz unabhängig vom Blatthöcker, viel weiter nach unten anlegte (Fig. 30); seine kleinen, sich lebhaft teilenden Zellen ragen sehr stark über die großen Prothalliumzellen empor, und der Höcker umgibt sich sehr dicht mit Haaren. Viel öfter aber, als die Bildung des ersten verkümmerten Blattes aus der Bucht selbst, fand ich in meinen Kulturen den Fall, daß der Höcker mit dem ersten Blatte sich unterhalb der Bucht anlegte, wo die Archegonien entstehen sollten.

An der Bildung des Höckers nehmen gleichzeitig drei bis vier Zellen des Prothalliums teil, aber die Stelle, wo diese Teilung anfängt, ist nicht streng bestimmt: bald liegt sie in der Nähe der Bucht, bald ziemlich weit entfernt. Diese drei bis vier Zellen des Prothalliums teilen sich so lebhaft, daß nach einiger Zeit eine große Zone mit kleinen, reich mit Protoplasma erfüllten Zellen entsteht (Fig. 31). Zuerst ragen sie nicht so stark wie die bei P. flavens über das Prothallium hervor: auf der Seite der Bucht ist der Übergang ein ganz allmählicher, und nur der untere Teil erhebt sich ziemlich bedeutend über die großen Zellen der Prothalliums. Die Tracheïden bilden sich in diesem mehrschichtigen Teil oft schon dann, wenn noch keine deutliche Blattscheitelzelle zu unterscheiden ist. Auf Fig. 31 wird die mit $\frac{1}{1}$ bezeichnete Zelle wahrscheinlich zu einer Blattscheitelzelle. Wenn diese ganz differenziert ist (Fig. 32), erscheinen zwischen diesem Blatthöcker und der Prothalliumfläche die ersten Teilungen zur Stammscheitelzelle. Die Wurzel bei P. nivea wird nach Differenzierung des Blatthöckers und der Stammscheitelzelle angelegt (Figur 33). Ihre ersten Teilungen habe ich nicht untersucht, denn es ist kein Grund, zu vermuten, daß sie anders als bei den anderen Farnen entsteht. — Das zweite Blatt wird sich auf dem Stammhöcker bilden, und überhaupt verläuft die weitere Entwicklung wie bei den normalen Keimpflanzen.

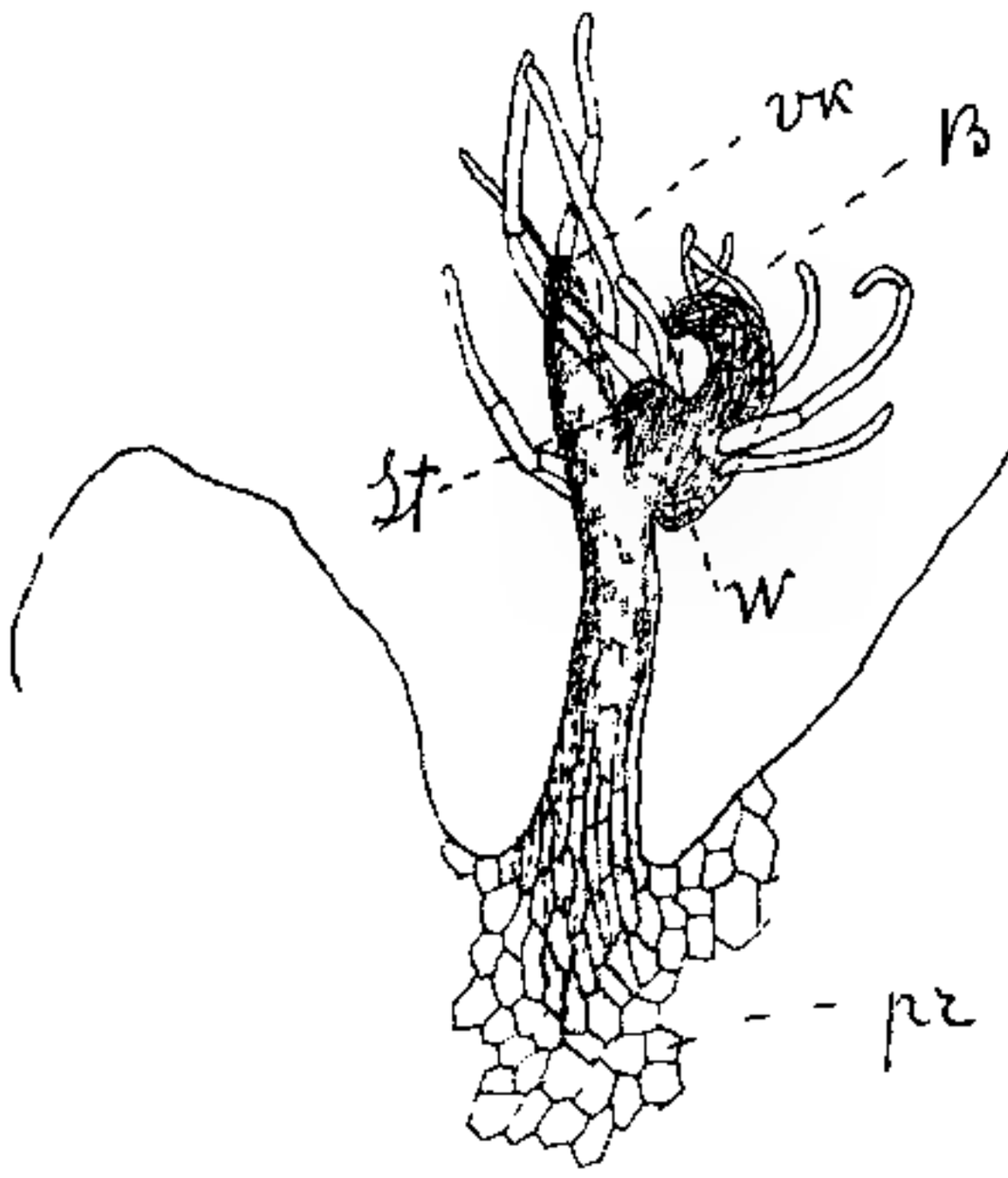


Fig. 29. Pellaea nivea. *St* = Stammhöcker; *W* = Wurzel; *vk* = verkümmertes Blatt; *B* = zweites Blatt; *Pr* = Prothallium.

In meinen Kulturen fand ich einen abnormen Fall: aus dem Prothallium wuchsen zwei verkümmerte Blätter; eines davon ging unmittelbar aus der Bucht hervor, war mit Haaren bedeckt und verbreiterte sich oben in eine Fläche, weitere Differenzierung aber fehlte, z. B. die Tracheïden und die Spaltöffnungen; an der Basis des Blattes sah man auch keine Spur eines Stammscheitels. Einige Präparate, welche mir von Herrn Professor Goebel liebenswürdigerweise überwiesen waren, stellten sehr interessante Fälle dar. Aus einem Pro-

thallium wuchsen an verschiedenen Stellen mehrere apogame Pflanzen hervor (Fig. 34) und zwar unmittelbar aus dem Prothallium: sie zeigten verschiedene Stufen der Entwicklung; einige davon gingen zugrunde (*a*), ohne weitere Differenzierung zu erreichen, als daß sie einen Strang von gleichen langgestreckten Zellen bildeten, die eine einfache Fortsetzung der Prothalliumzellen darstellten. Dann bildeten sich noch andere apogame Pflanzen auf demselben Prothallium in derselben Weise: von diesen hatten einige einen Stammhöcker, die anderen auch eine Wurzel. Nur wenige so entstandene Pflanzen konnten ihre Entwicklung weiter fortführen, die Mehrzahl von ihnen aber ging zugrunde. Diese Präparate stammten aus den Kulturen, welche unter ungünstigen Bedingungen wuchsen, sie waren nämlich auf Torf kultiviert. Wie wir später sehen werden, habe ich ähnliche Fälle mit P. flavens und P. nivea bekommen, indem ich sie einige Wochen im Dunkeln wachsen ließ. In den normalen Kulturen aber, welche ich zu drei verschiedenen Jahreszeiten gesät habe, bildete sich immer nur eine Pflanze in der Mitte des Prothalliums. Wenn ich auch die Prothallien von P. nivea in mehrere Stückchen zerschnitt und weiter wachsen ließ, vergrößerte

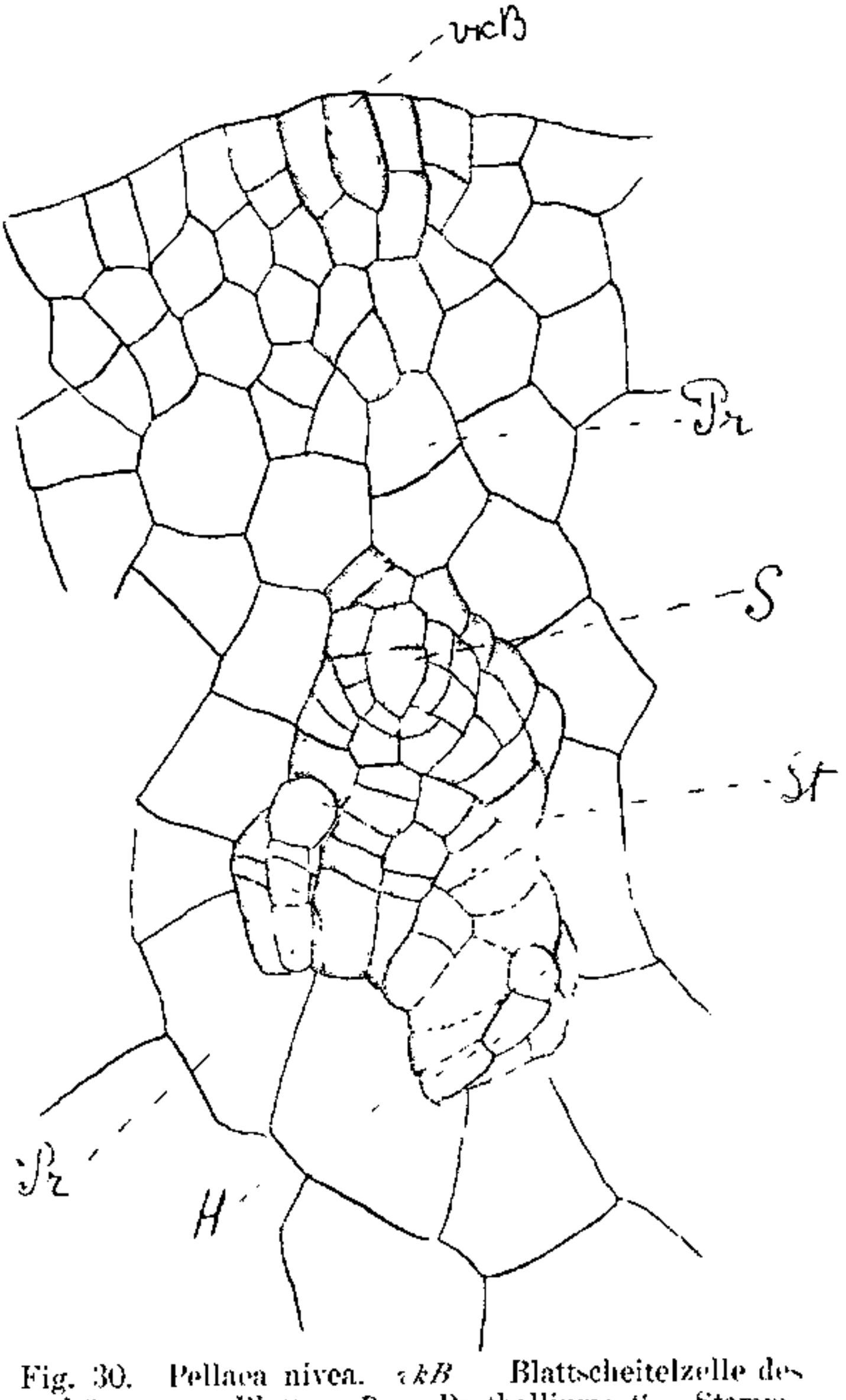


Fig. 30. Pellaea nivea. *akB* Blattscheitelzelle des verkümmerten Blattes; *Pr* = Prothallium; *S* = Stammscheitelzelle; *St* Stammhöcker; *H* Haare.

sich jedes davon, wurde unregelmäßig und erzeugte mehrere apogame Pflanzen, bzw. verkümmerte Blätter; ihre Zahl betrug nicht selten fünf bis sechs.

Notochlaena Eckloniana.

Notochlaena Eckloniana, ein ebenfalls xerophiler Farn, der aus Südafrika stammt, ist wie Pellaea flavens beschuppt. Obwohl die Sporen erst nach 12jährigem Aufenthalt im Herbarium ausgesät wurden, keimten sie nach $3^1/_2$ bis 4 Monaten. Die Archegonien fehlten ebenso wie bei zwei anderen Arten, die Antheridien waren auf sehr wenigen Prothallien und in sehr kleiner Zahl vorhanden. Die Entwicklung der apogamen Pflanze zeigt vollständige Übereinstimmung mit P. nivea. Es wurde manchmal auch aus dem apikalen Meristem der Bucht ein zungenförmiges verkümmertes Blatt gebildet, aber öfter entstand die Anlage für die Pflanze unter der Bucht und wie immer auf der unteren Seite des Prothalliums. Daran beteiligten sich zuerst nur wenige Zellen in einiger Entfernung von der Bucht und bildeten einen Höcker, der sich schon frühzeitig mit Haaren umgab, und nach einiger Zeit differenzierte sich hier eine Blattscheitelzelle. Der Blatthöcker wuchs rasch weiter, und, als er schon eine ziemliche Größe erreicht hatte, bildete sich an seiner Basis zwischen ihm und dem Prothallium eine Stammscheitelzelle (Fig. 35). Ich habe in einem Falle gefunden, daß der Blatthöcker, wie es

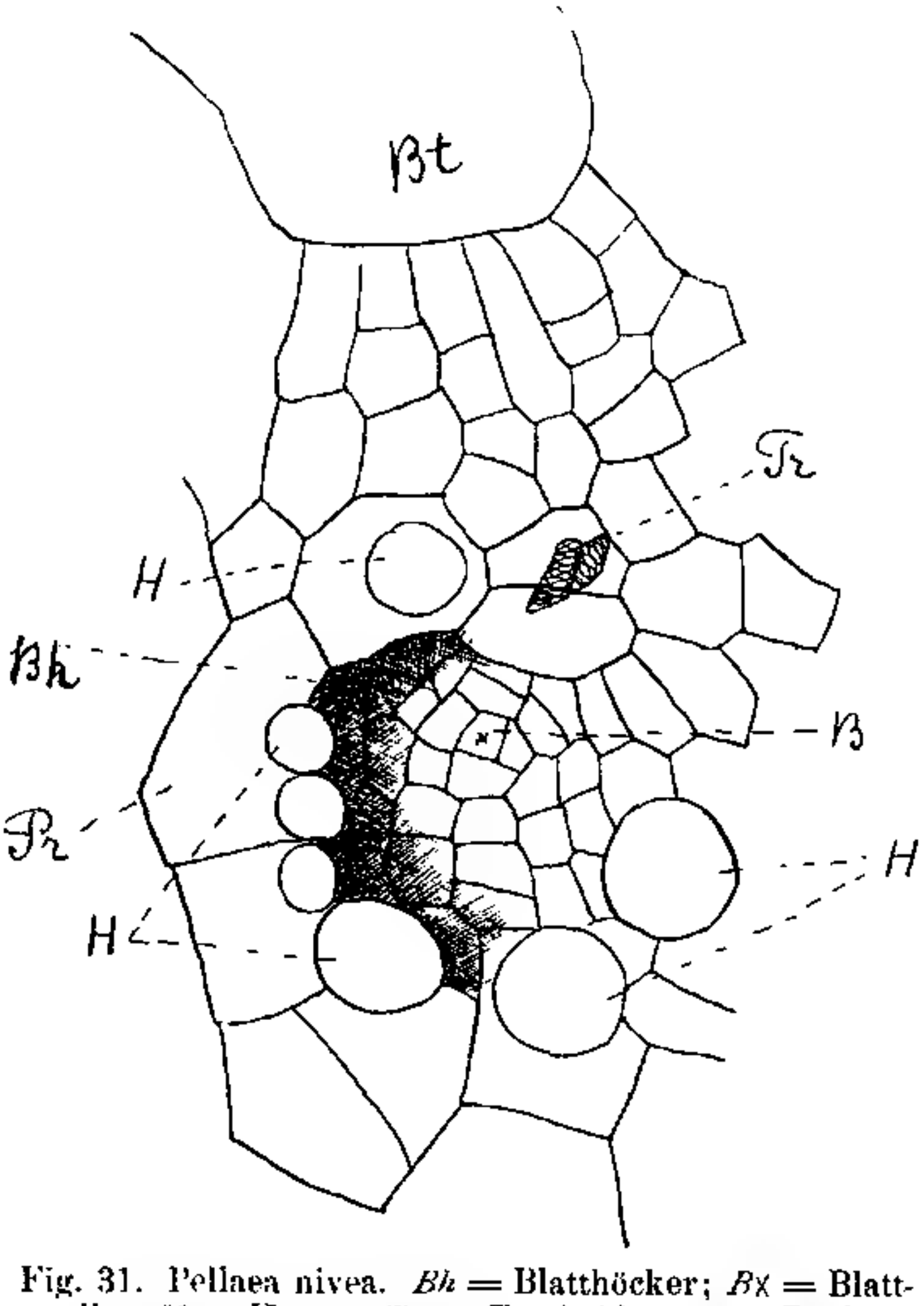
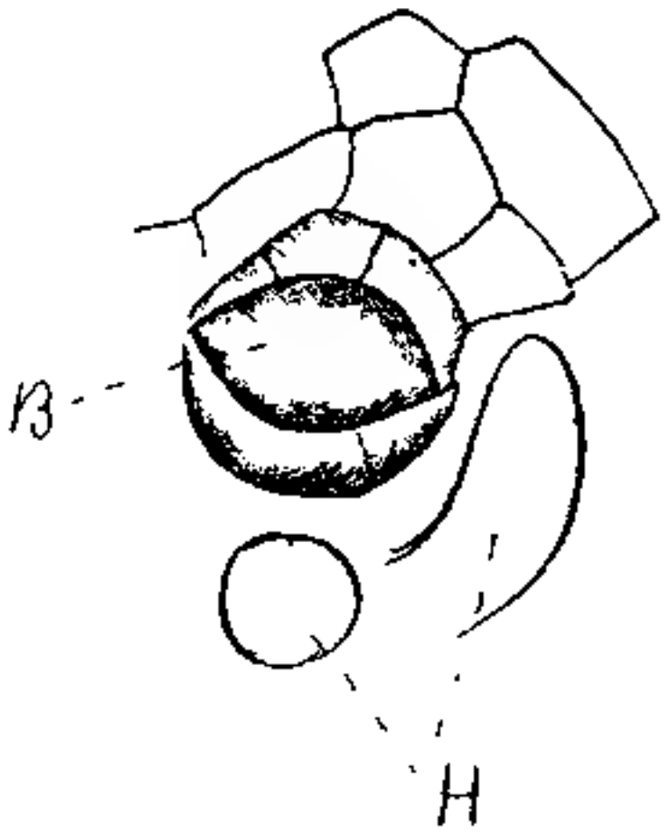


Fig. 31. Pellaea nivea. *Bh* = Blatthöcker; *Bx* = Blattzelle; *H* = Haare; *Tr* = Tracheide; *Bt* = Bucht; *Pr* = Prothallium.

normal ist, auf der Unterseite des Prothalliums gebildet war, die Stammscheitelzelle dagegen auf der oberen Seite. Einen ähnlichen Fall beschreibt De Bary[1]) unter (e), und er sagt, daß die Entstehung des Stammscheitels sich nicht in einer konstanten örtlichen Beziehung zu der Blattanlage befindet. Für diesen, wie auch für einige von De Bary gefundene abnorme Fälle hat Leitgeb[2]) eine Erklärung gegeben.



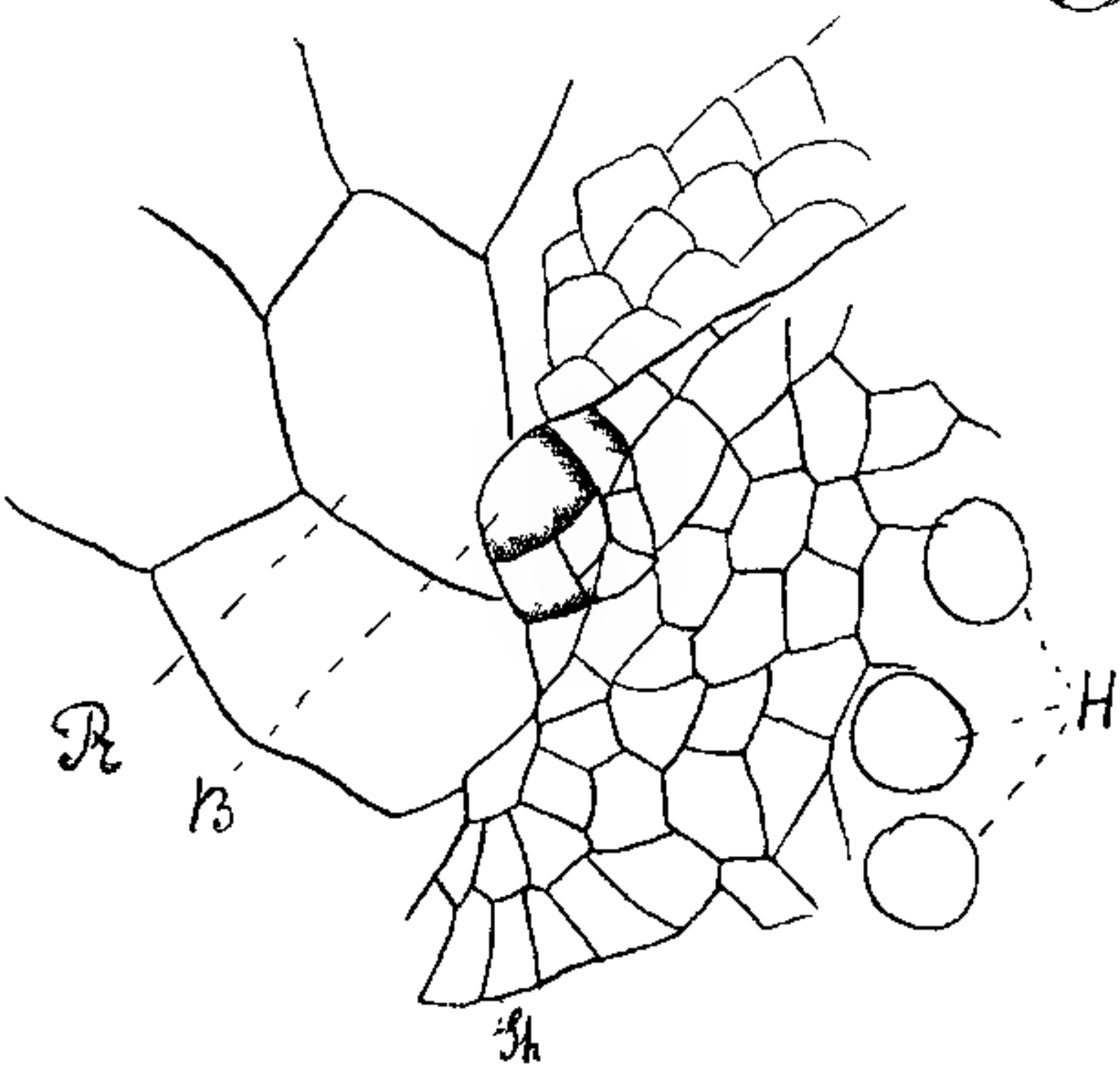


Fig. 32.
Pellaea nivea.
B = Blattscheitelzelle;
Pr = Prothallium;
H = Haare;
Sh = Schuppe.

In seinen interessanten Versuchen wechselte er die Beleuchtung bei den apogamen Farnprothallien und erzeugte die Sistierung der früheren Anlage und die Bildung der neuen an der beschatteten Seite. Dieser Beleuchtungswechsel kann nach Leitgeb solche Erscheinung nur auf

---

1) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

2) Leitgeb, Die Sproßbildung an apogamen Farnprothallien. Berichte der Deutschen Bot. Ges. 1885, Bd. III, Heft 5.

einem bestimmten Entwicklungsstadium hervorrufen. Wenn dieses letzte überschritten ist, wird die Induktion nicht wirksam genug und die durch frühere Induktion verursachte Entwicklung geht weiter.

Ich habe oft aus den Kulturen von N. Eckloniana Pflanzen genommen, um ihren Zustand unter dem Mikroskop zu sehen; möglicherweise habe ich nachher diese Prothallien, anstatt auf die untere Seite, auf die obere gelegt, so daß der von mir gefundene Fall wahrscheinlich auf demselben Grunde beruht, wie der von De Bary beschriebene.

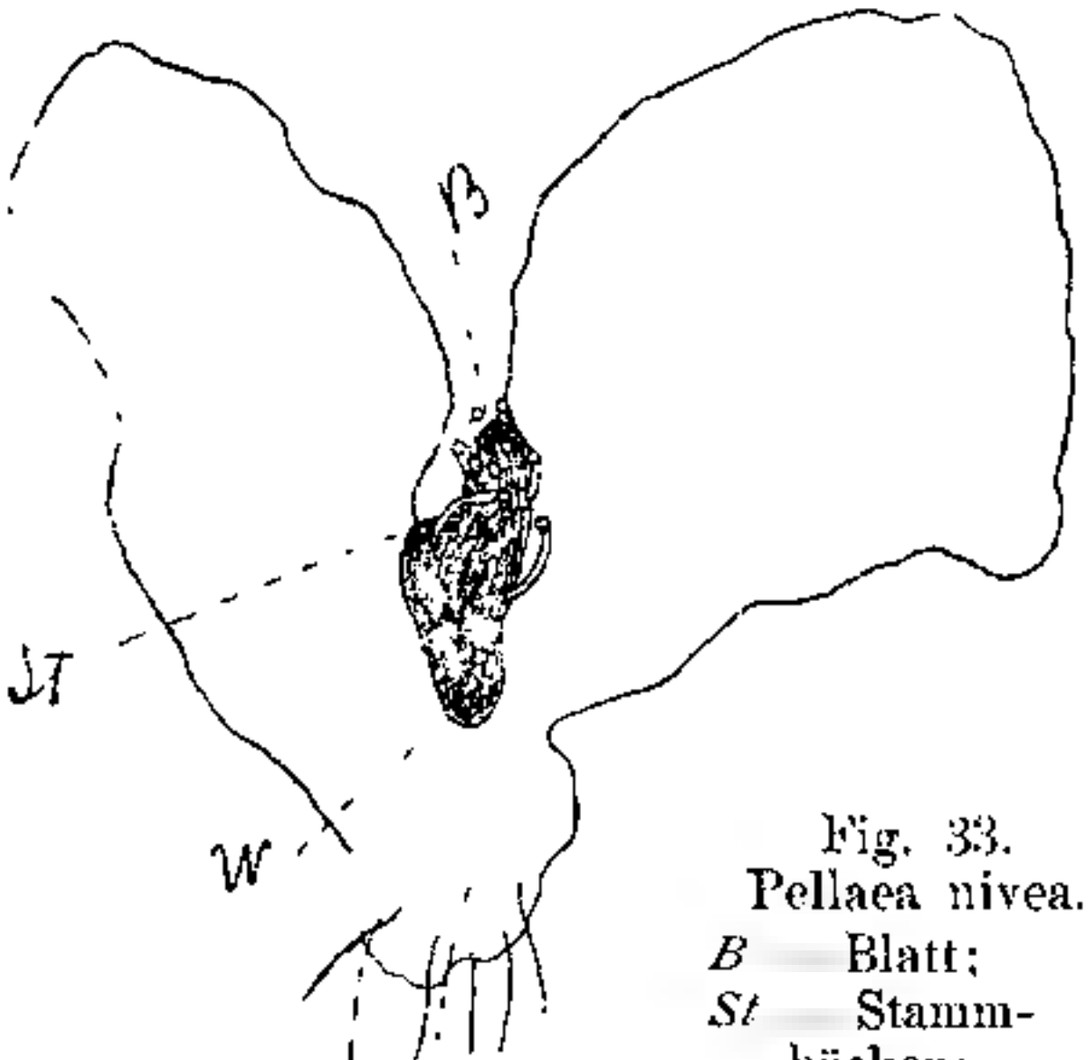


Fig. 33.
Pellaea nivea.
B — Blatt;
St — Stammhöcker;
W — Wurzel.

In den Kulturen von N. Eckloniana wurden noch einige eigentümliche Formen gefunden, z. B. entsprang aus der kleinen Prothalliumfläche ein ganz normal entwickeltes Blatt (Fig. 36) von bedeutender Größe, doch fehlte jegliche Spur einer Stammscheitelzelle oder Wurzelanlage.

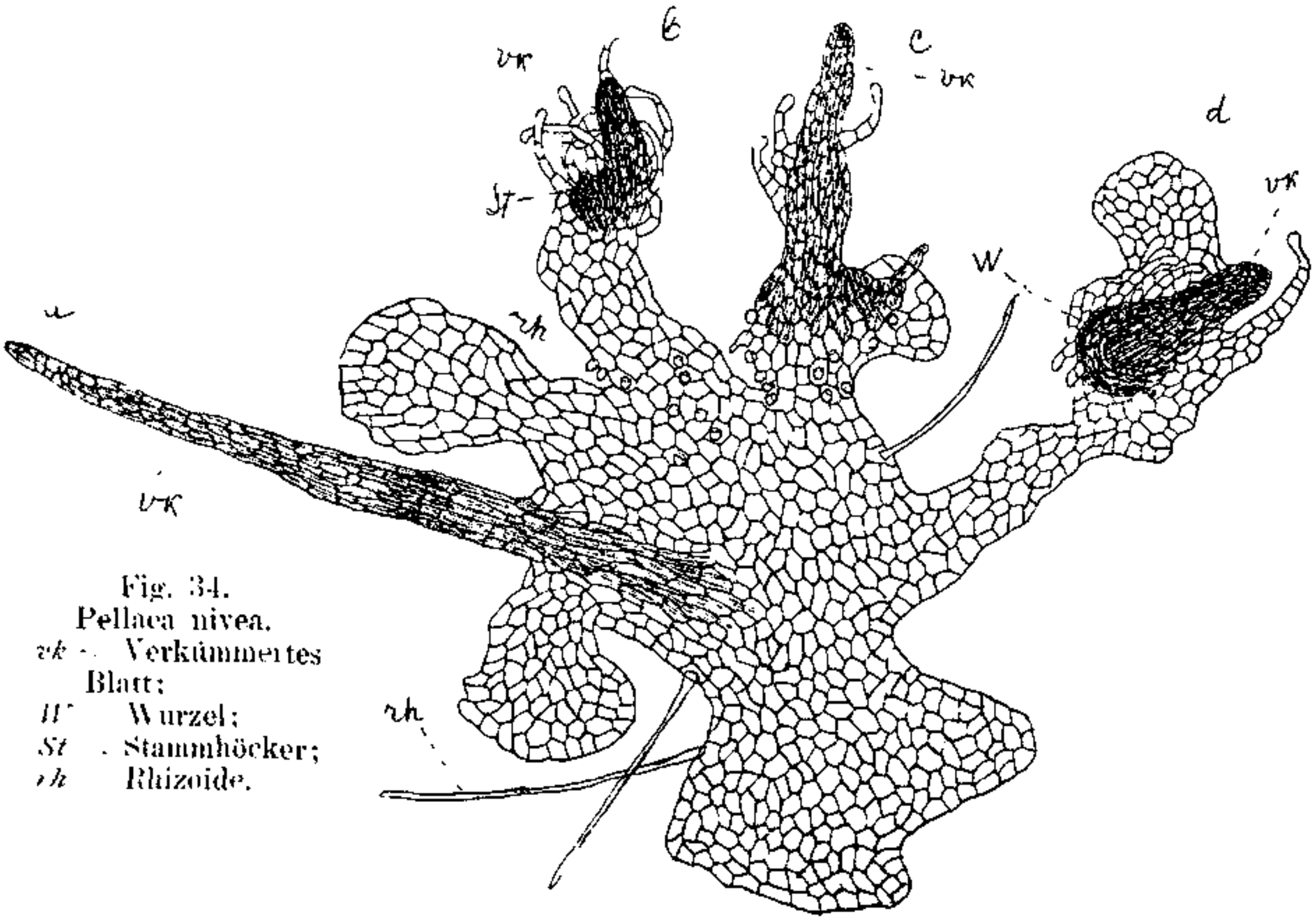


Fig. 34.
Pellaea nivea.
vk — Verkümmertes Blatt;
W — Wurzel;
St — Stammhöcker;
rh — Rhizoide.

Im anderen Falle wuchsen die unteren Zellen des Prothalliums, auf welchem der Sproßhöcker gebildet wurde, weiter nach vorn wieder in ein Prothallium aus.

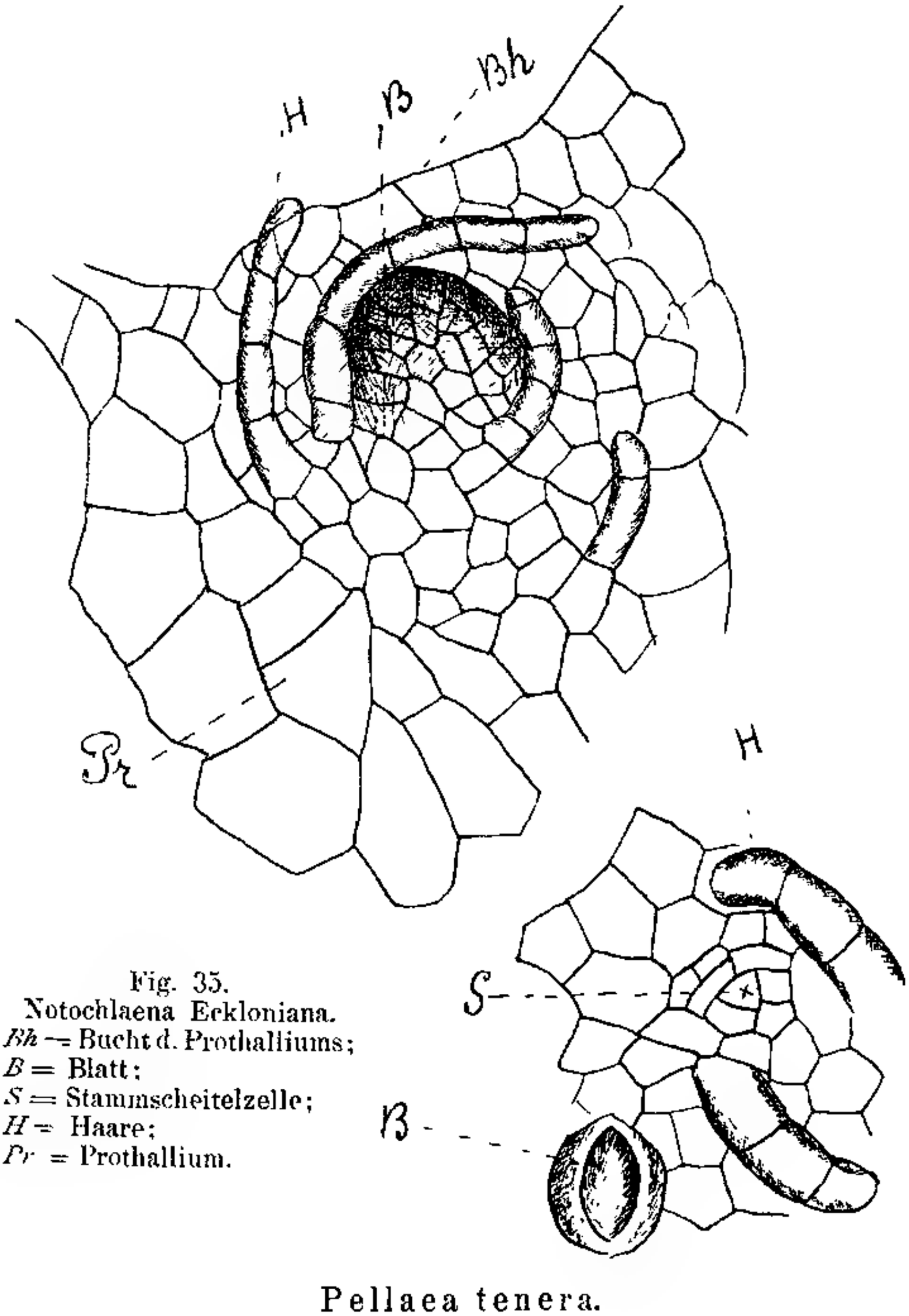


Fig. 35.
Notochlaena Eckloniana.
Bh = Bucht d. Prothalliums;
B = Blatt;
S = Stammscheitelzelle;
H = Haare;
Pr = Prothallium.

Pellaea tenera.

Zu den xerophilen mit Haaren bedeckten Farnen, die auf den Kalkfelsen von Südamerika wachsen, gehört auch P. tenera, eine ebenfalls apogame Art. Die Archegonien waren nie vorhanden, die Antheridien in geringer Zahl. Auch hier entwickelte sich aus dem apikalen Meristem des Prothalliums ein verkümmertes Blatt mit einer Blattscheitelzelle an der Spitze. Die Stammscheitelzelle differenzierte sich

an der Basis eines solchen Auswuchses unter der Bucht, wie es bei P. flavens der Fall war, von welcher überhaupt kein bedeutender Unterschied in der Entstehung und Entwicklung der apogamen Pflanze bei P. tenera besteht. Nur die ersten Teilungen für die Bildung des Stammhöckers entwickelten nicht einen so stark über das Gewebe des Prothalliums hervorragenden Höcker und gingen allmählich in diesen letzten über.

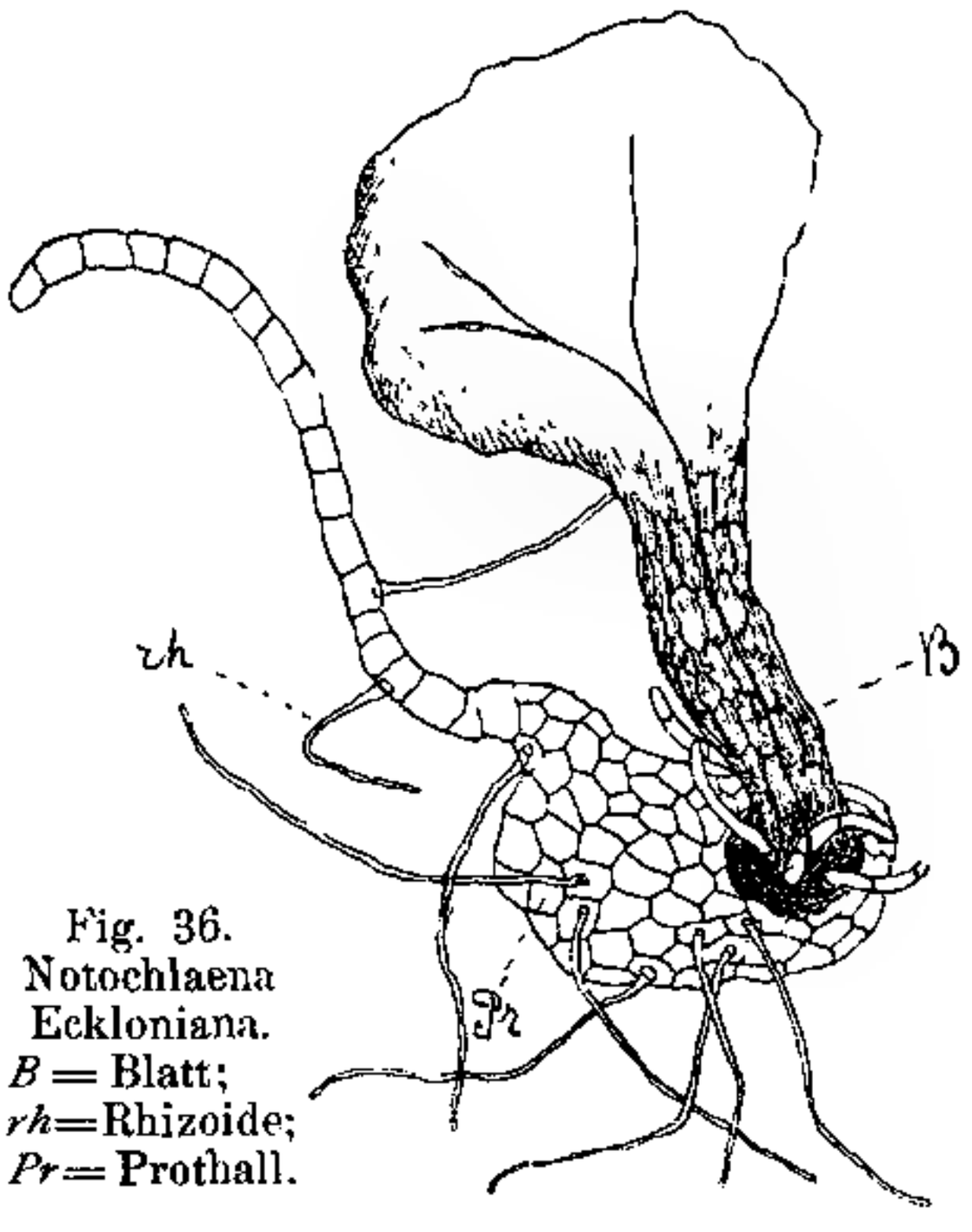


Fig. 36. Notochlaena Eckloniana. *B* = Blatt; *rh* = Rhizoide; *Pr* = Prothall.

Notochlaena sinuata.

Notochlaena sinuata, auch eine auf dem trockenen Boden des Gebirges von Südamerika heimische Form, besitzt apogame Pflanzen, die außerordentlich dicht mit Schuppen bedeckt sind. Die Geschlechtsorgane fehlen gänzlich,

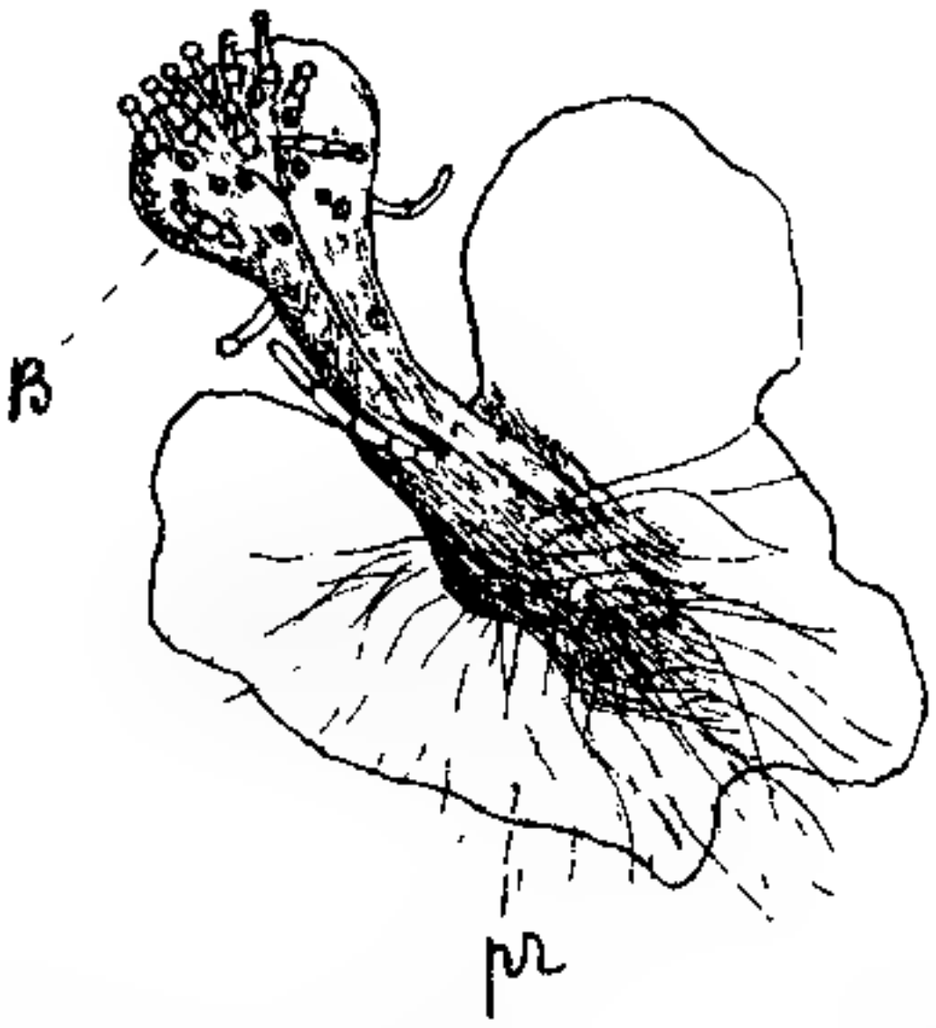


Fig. 37. Notochlaena sinuata. *B* Blatt; *St* = Stammhöcker; *vk* = Verkümmertes Blatt; *pr* = Prothallium. (Schraffierte Zone ist mehrschichtig.)

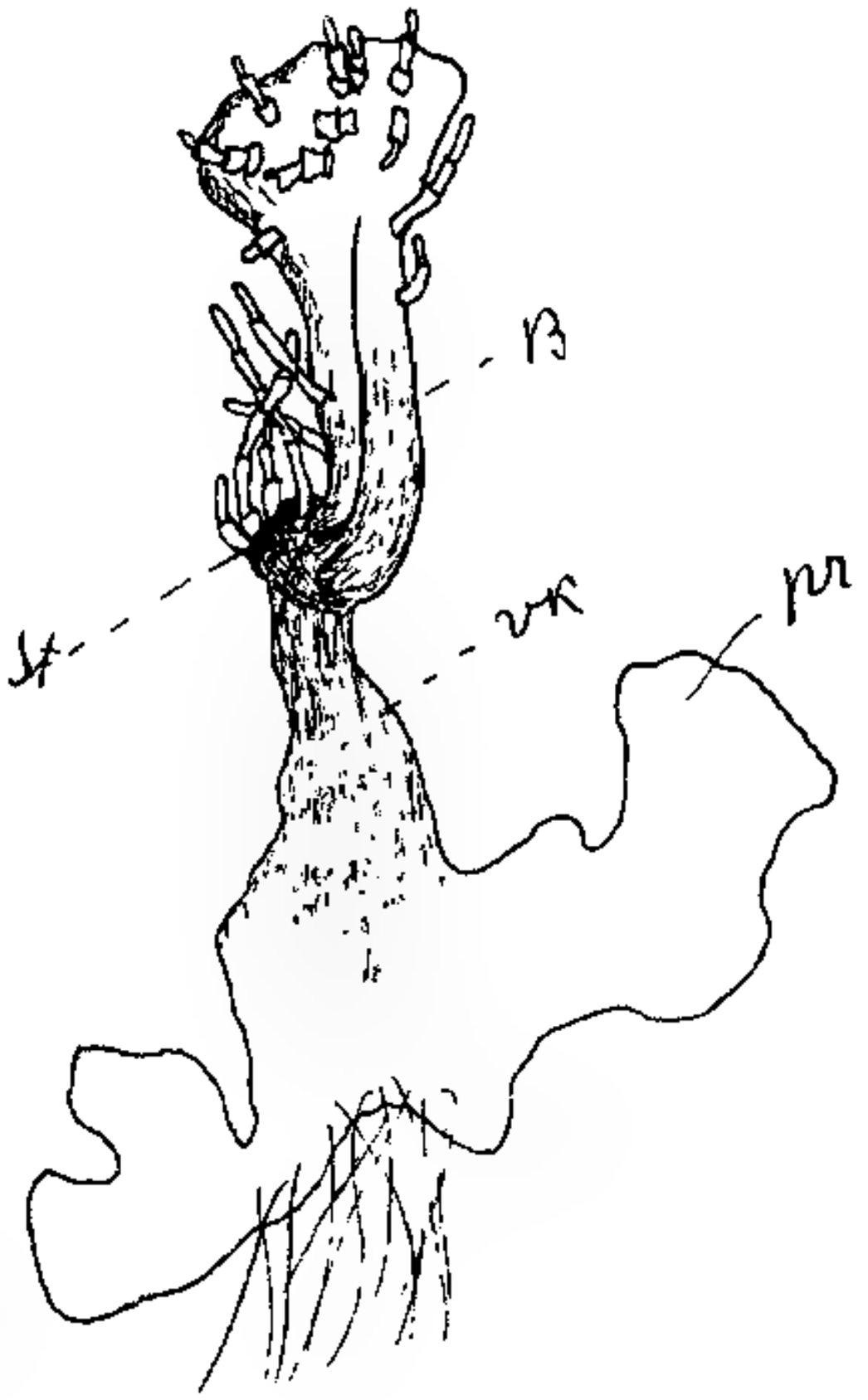


Fig. 38. Notochlaena sinuata.

die weiblichen sowohl wie die männlichen. In der Entwicklung der apogamen Pflanze zeigten sich einige Abweichungen von der bis jetzt bei den anderen Arten beschriebenen. Zwischen zwei Prothalliumlappen bildeten sich oft zwei verkümmerte Blätter in einiger Entfernung voneinander, manchmal aber so nahe, daß sie auf einem gemeinsamen basalen Teile zusammensaßen; aber fast immer entwickelte eines von ihnen auf sich eine Sproßvegetation. Manchmal waren auf einem Prothallium drei verkümmerte apogame Pflanzen, bzw. Blätter, vorhanden, die eine verschiedene Stufe der Entwicklung zeigten. Wenn nur ein Mittellappen aus der Bucht des Prothalliums gebildet wurde, so war dieser fast immer sehr kräftig entwickelt und fast zylindrisch, doch besaß er manchmal keine Tracheïden. Bemerkt werden soll noch, daß unter einem solchen verkümmerten Blatte die ganze Mittellinie des Prothalliums bis zur Basis, wo die Rhizoiden sich befinden, mehrschichtig war und ein ähnliches Polster bildete, wie es bei nicht apogamen Arten vorhanden ist, wo es die Archegonien trägt. In diesem Polster waren gewöhnlich die Tracheïden früher angelegt als im verkümmerten Blatte selbst. In allen Fällen, die ich untersucht habe, entwickelte sich nicht an der Spitze des Mittellappens die Blattscheitelzelle wie bei den anderen apogamen Farnen. So können wir nur nach der Analogie mit diesen letzteren schließen, daß dies Gebilde ebenfalls ein verkümmertes Blatt ist. Einmal fand ich auch, daß als Verlängerung des Polsters aus der Bucht ein vollständig normal entwickeltes Blatt hervorwuchs, und, obwohl es eine bedeutende Größe erreicht hat, war an der Basis die Stammscheitelzelle nicht vorhanden (Fig. 37). Der Mittellappen wurde nie so lang wie bei den anderen Arten; bald sah man seitlich auf ihm, meistens weit nach oben, einen Höcker sich bil-

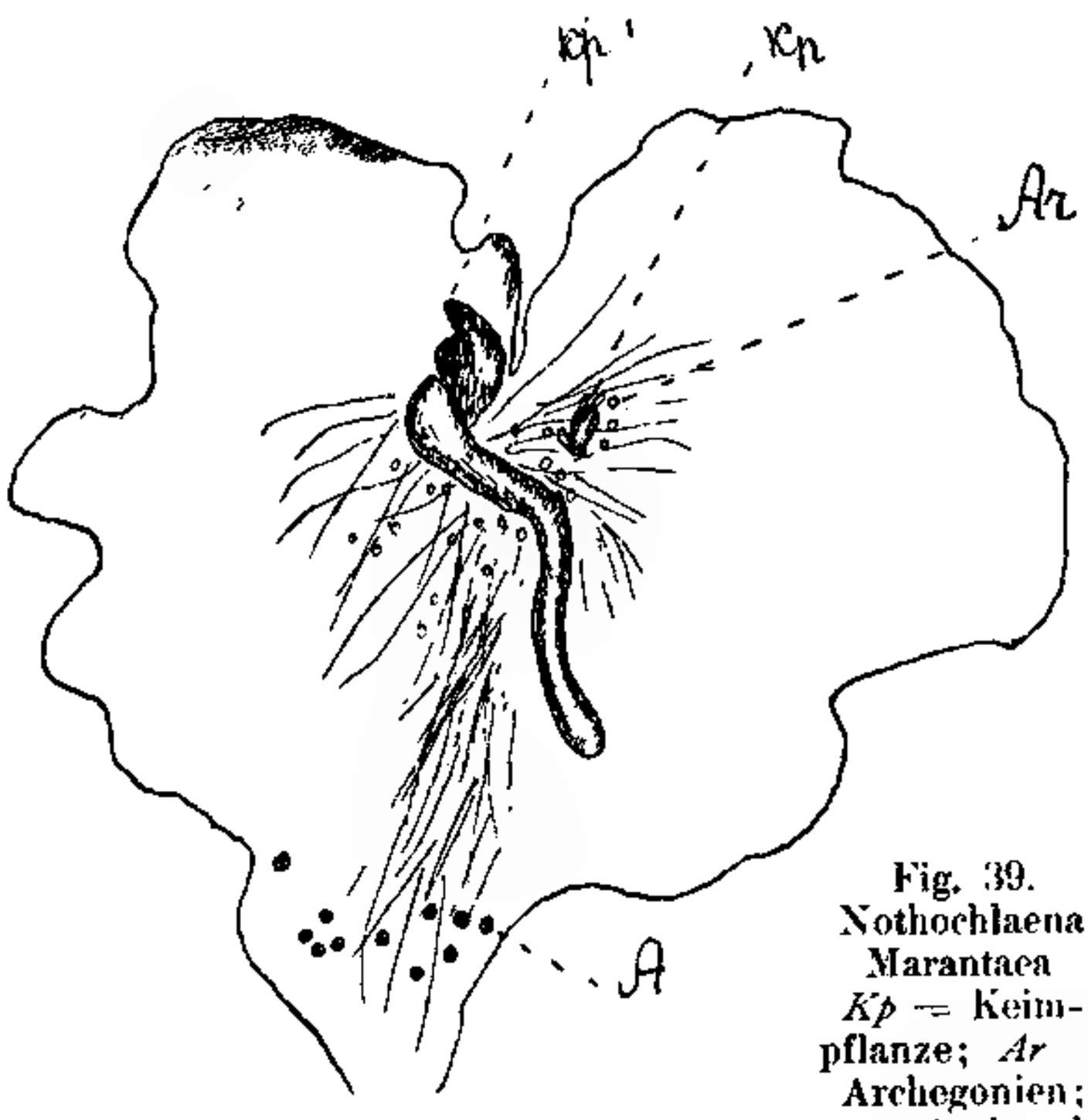


Fig. 39. Nothochlaena Marantaea *Kp* = Keimpflanze; *Ar* Archegonien; *A* — Antherid.

den, der sich frühzeitig mit vielen Haaren umgab, sehr rasch weiterwuchs und die Blattscheitelzelle differenzierte. Dieses Blatt wuchs manchmal sehr rasch und entwickelte Tracheïden, während dies bei dem verkümmerten Blatte, auf welchem es entstand, nicht der Fall war (Fig. 38). Nur einmal bin ich dem Falle begegnet, daß auf dem verkümmerten Blatte ein Höcker sich bildete, der die Stammscheitelzelle trug, ohne daß die Blattscheitelzelle sich vorher anlegte. Auch hierin besteht ein Unterschied in der Entwicklung der apogamen Pflanze von N. sinuata von den anderen vorher beschriebenen Arten, wo nach der Bildung des verkümmerten Blattes immer eine Stammscheitelzelle sich bildete. Die Stammscheitelzelle erscheint hier zwischen diesem neuen Blattscheitel und dem verkümmerten Blatte. Dieselbe Folge der Sproßgliederanlage hat Berggren[1]) bei Notochlaena distans gefunden. Die Wurzel entsteht sehr spät, manchmal nach der Entfaltung einiger Blätter, wie es der Fall bei den anderen Arten ist, wenn die Sproßglieder hoch auf das verkümmerte Blatt transportiert wurden.

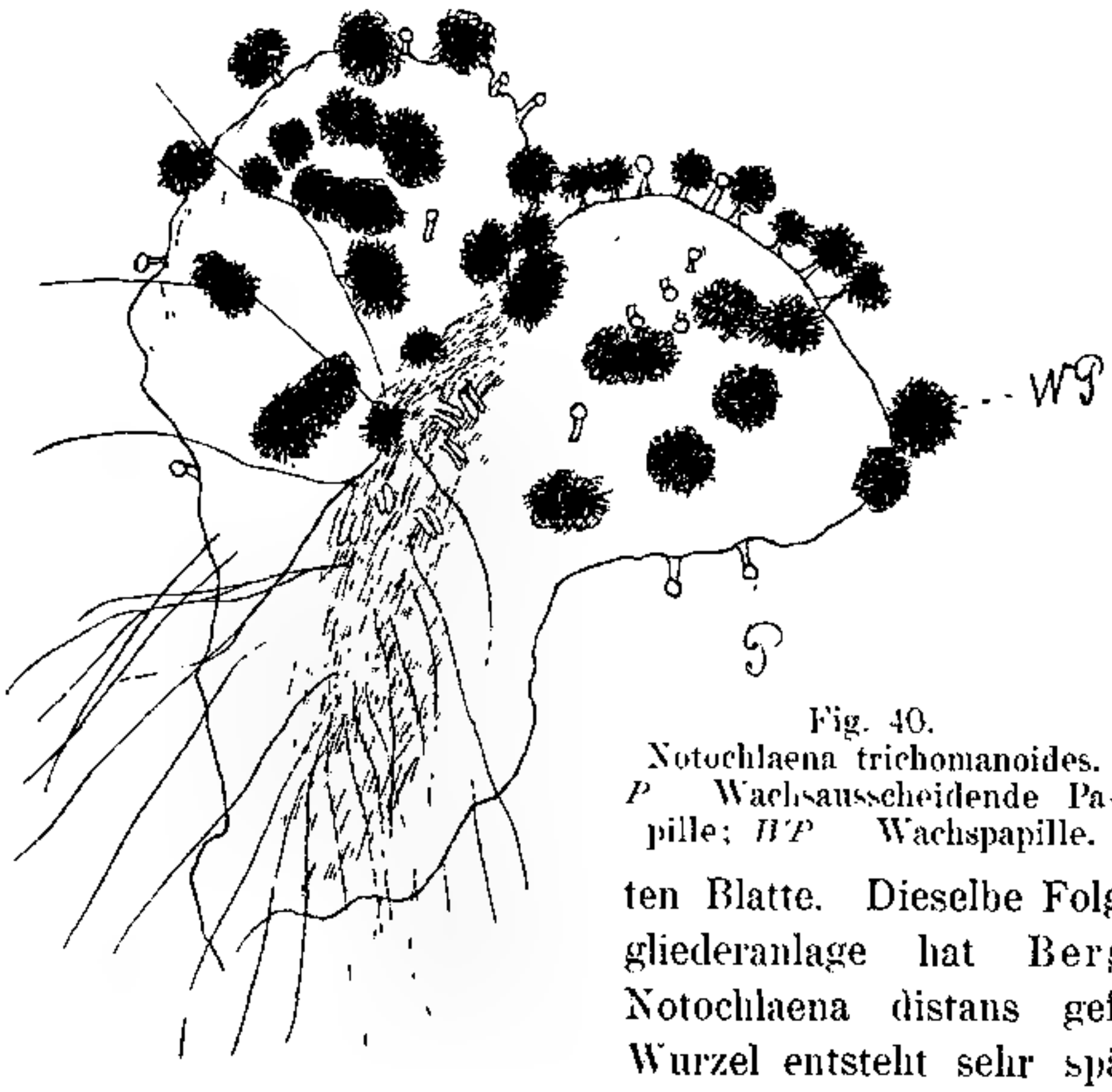


Fig. 40.
Notochlaena trichomanoides. *P* Wachsausscheidende Papille; *WP* Wachspapille.

Außer diesen fünf beschriebenen Arten habe ich noch einige Cheilanthes- und Notochlaena-Arten untersucht, nämlich: Ch. tomentosa, Ch. persica, Ch. fragrans, Not. Marantae, Not. squamosa, Not. trichomanoïdes, Not. vellea und Not. languinosa. Keine von diesen war apogam. Bei Not. Marantae habe ich einmal auf einem Prothallium zwei Keimpflanzen gefunden (Fig. 39). Vielleicht ist diese Eigentümlichkeit auf Verletzung des apikalen Meristems zurückzuführen.

1) Berggren, Notochlaena distans. Bot. Zentralbl. 1888.

Hinzuweisen ist noch auf das eigentümliche Aussehen des Prothalliums von Not. trichomanoïdes und Not. Schaffneri, das von Wachs ausscheidenden Papillen hervorgerufen wird (Fig. 40).

Dunkelkulturen von Pellaea flavens.

Ein Teil der Kulturen von P. flavens wurde verdunkelt, als der erste Höcker in der Bucht gar nicht oder kaum entwickelt war. und zwar mit doppelt gefaltetem Seidenpapier. Nach zwei- bis viermonatlichem Aufenthalt im Dunkeln habe ich die Prothallien allmählich zu meinen Untersuchungen genommen. Zuerst wurden die im Dunkeln erwachsenen Prothallien fadenförmig. dann nahmen sie nach und nach eine sehr unregelmäßige Form an: die Herzform wurde nie entwickelt. zuweilen sogar war das Prothallium auf wenige Zellen beschränkt. Auch die jungen apogamen Pflanzen unterschieden sich sehr von den in normalen Bedingungen wachsenden. Sie bildeten sich fast immer in der Anzahl von 2—5 auf ein und demselben Prothallium: zuerst

Fig. 41.
Pellaea flavens.
a, b, c, d = Verkummerte Blätter;
St Stammhöcker;
Tr Tracheide;
Sp = Spaltöffnung;
rh = Rhizoide.

wuchsen immer die verkümmerten Blätter, welche alle Übergänge von fadenförmigen oder mit undifferenzierten Zellen versehenen Spreiten zu den ziemlich hoch entwickelten Blättern mit einer Sproßvegetation zeigten. Es scheint aber, daß diese hoch entwickelten Blätter und die Sproßvegetation deshalb gebildet wurden, weil doch ziemlich viel Licht durch das Seidenpapier hindurchdrang. Auf Fig. 41 sieht man ein Prothallium mit fünf apogamen Blättern, die verschiedene Stufen der Entwicklung erreicht hatten. Bei allen diesen Pflanzen geht das Gewebe des Prothalliums allmählich in ein Blatt über (*a*); aus einschichtigem Gewebe wird mehrschichtiges mit langgestreckten Zellen und manchmal mit den im Innern verlaufenden Tracheïden versehenes. Im dargestellten Falle ist das Blatt *a* an seiner Spitze zu einem Faden reduziert. Als ich nachher die Exemplare, welche

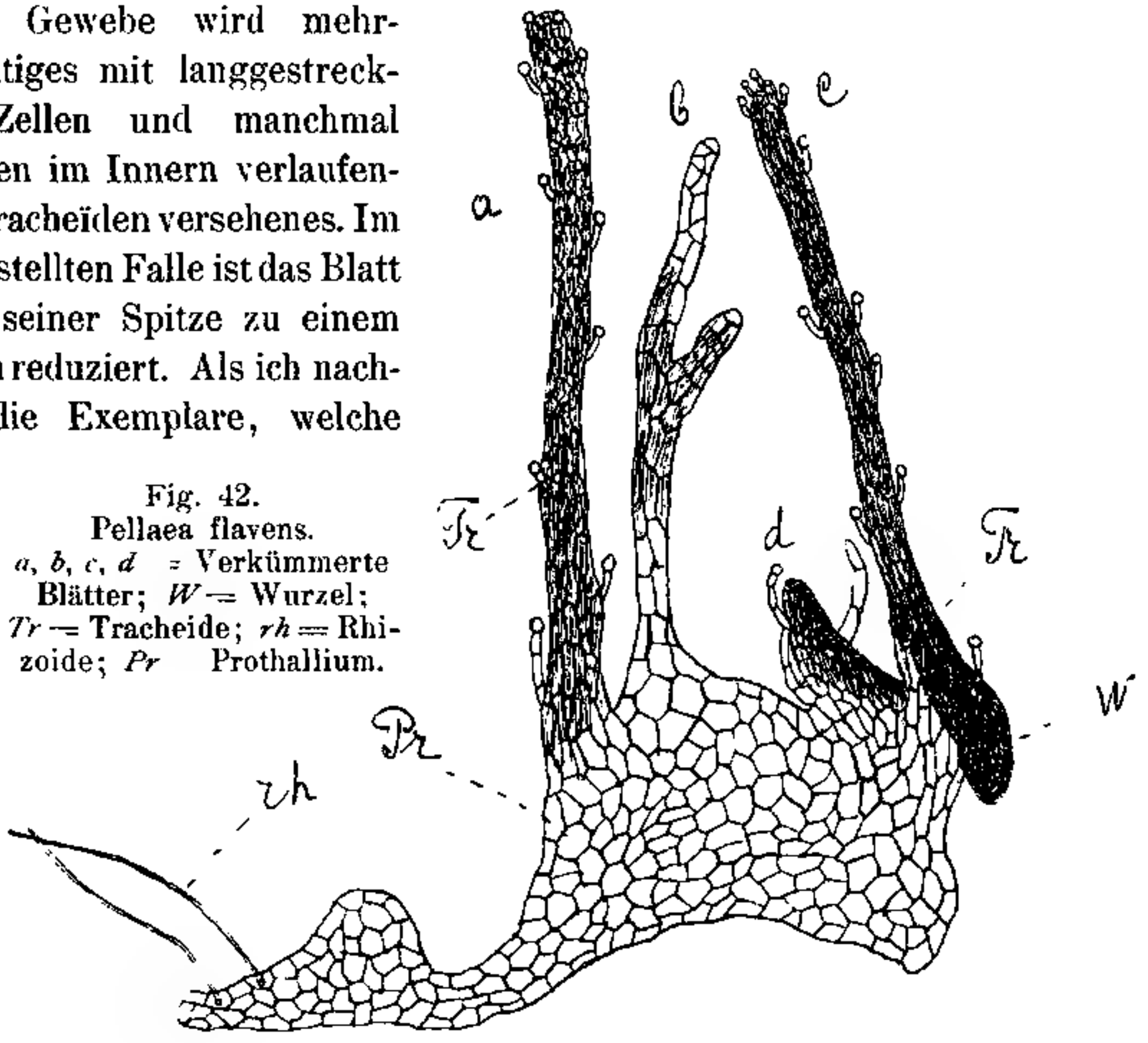


Fig. 42.
Pellaea flavens.
a, *b*, *c*, *d* = Verkümmerte Blätter; *W* = Wurzel; *Tr* = Tracheide; *rh* = Rhizoide; *Pr* Prothallium.

längere Zeit im Dunkeln verweilten, untersuchte, fand ich, daß diese Blätter sich später weiter entwickelten, mit Spaltöffnungen und Haaren bedeckt wurden; auch die Flächenzellen erhielten mit der Zeit gewellte Wände, was auch für die normalen Blätter charakteristisch ist. Von diesen Zellen zu den einfachen polyedrischen des Prothalliums besteht ein ganz allmählicher Übergang, wie Blatt *d* zeigt. Oft entwickelte sich auf einem solchen Blatte, bald höher, bald niedriger, ein Stammhöcker und im Innern der Gewebe des Blattes eine Tracheïde, die zu der Stammknospe führte (*b*). Die Verkümmerung des Blattes geht manchmal so weit, daß es sehr schwer ist, in solchen Gebilden die Blätter zu erkennen, z. B. ver-

zweigten sich einige Blätter, welche kaum aus wenigen Zellen bestanden, (Fig. 42), und nur nach viermonatlicher Verdunkelung trat ihre Blattnatur deutlicher hervor. Auf Fig. 42 sieht man ein Blatt, das an seiner Basis eine Wurzel trägt; die Stammscheitelzelle ist dagegen noch nicht vorhanden. Im allgemeinen aber waren die Fälle, wo die Wurzel so früh erschien, außerordentlich selten; gewöhnlich, wie wir sehen werden, bildet sie sich sehr spät bei den verdunkelten Exemplaren. Manchmal ist fast das ganze Blatt auf einen Faden reduziert, und nur an seiner Basis bemerkt man einige langgestreckte Zellen, welche allmählich

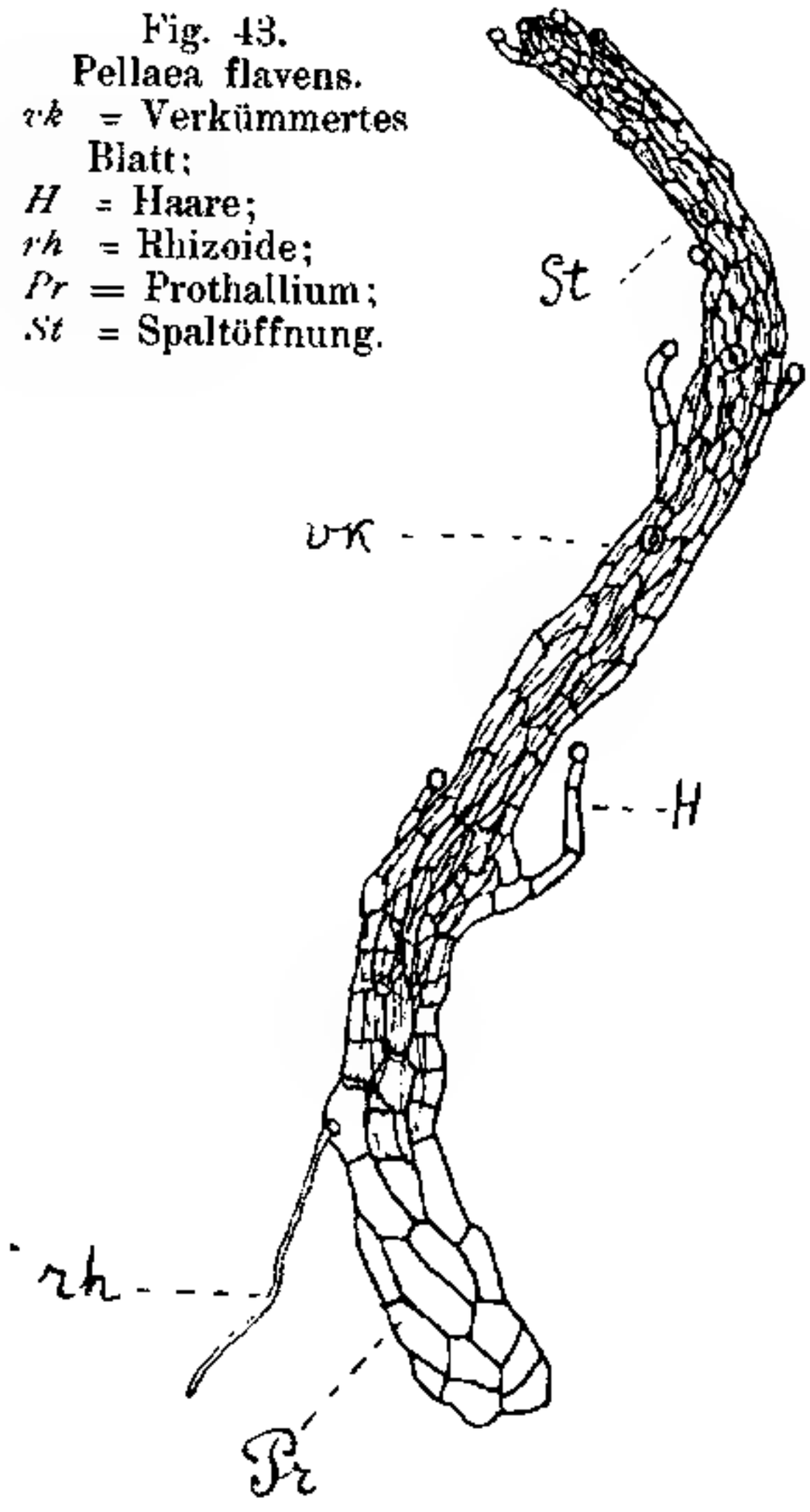


Fig. 43.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
H = Haare;
rh = Rhizoide;
Pr = Prothallium;
St = Spaltöffnung.

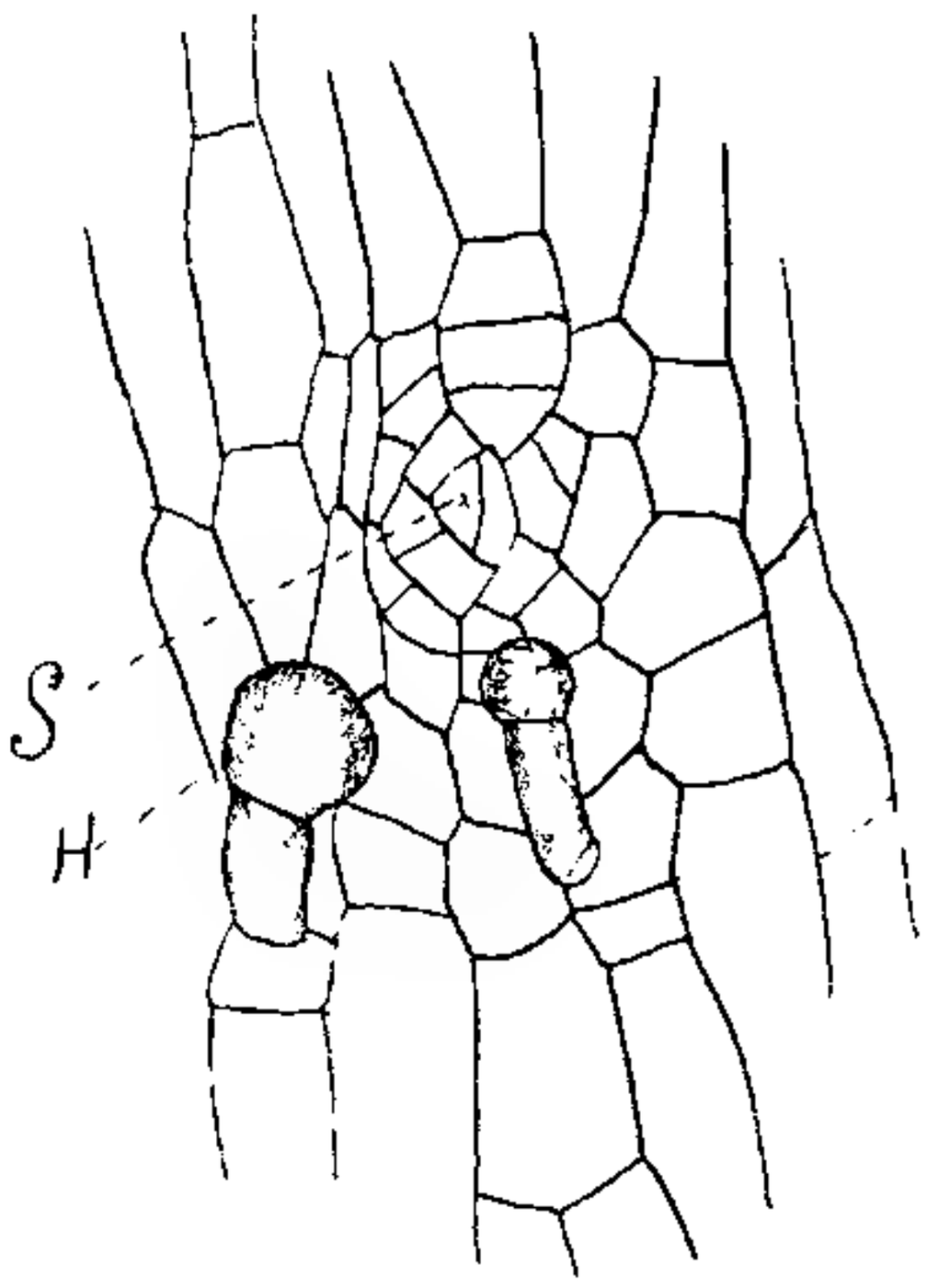


Fig. 14. Pellaea flavens.
S = Stammscheitelzelle; *H* = Haare.

in das Prothallium übergehen. Wie wir aber noch sehen werden, ist ein solches verkümmertes Blatt zu weiterer Entwicklung fähig.

Nach viermonatlicher Verdunkelung begegnete man nur ausnahmsweise Prothallien, welche zu gleicher Zeit viele verkümmerte Blätter trugen: fast immer war der gemeinsame Teil des Prothalliums abgestorben, viele Blätter gingen zugrunde, die übrigen standen jetzt voneinander abgesondert, und es waren gewöhnlich kaum einige Prothalliumzellen an der Basis von jedem Blatt sichtbar (Fig. 43), von denen jetzt

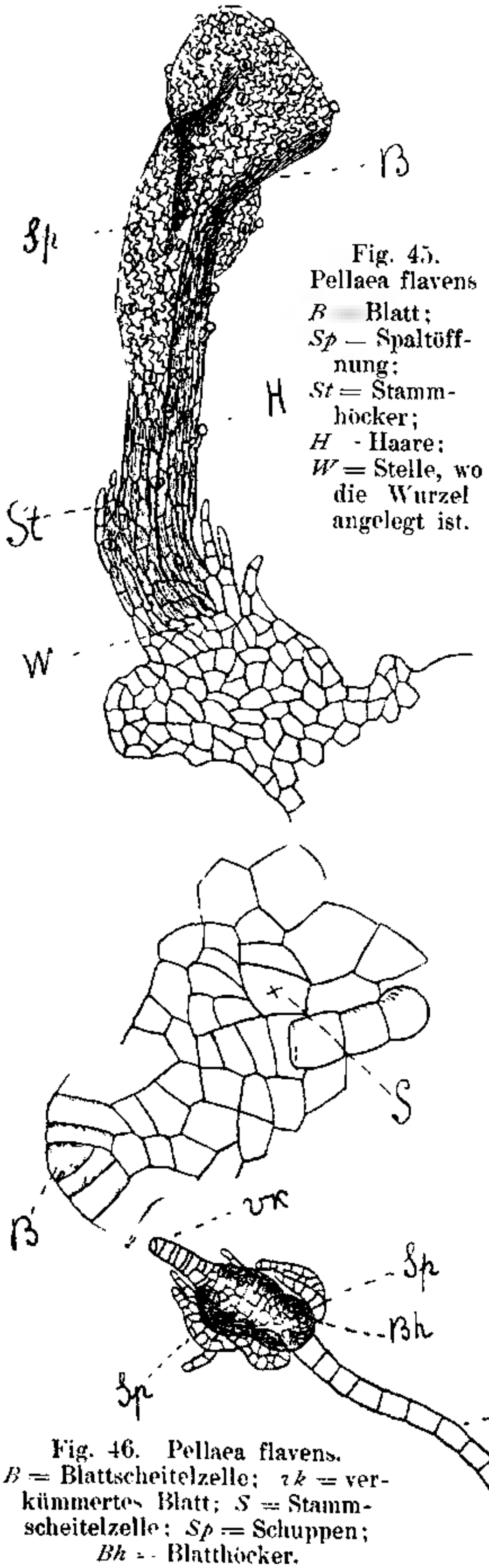


Fig. 45.
Pellaea flavens
B — Blatt;
Sp — Spaltöffnung;
St = Stammhöcker;
H - Haare;
W = Stelle, wo die Wurzel angelegt ist.

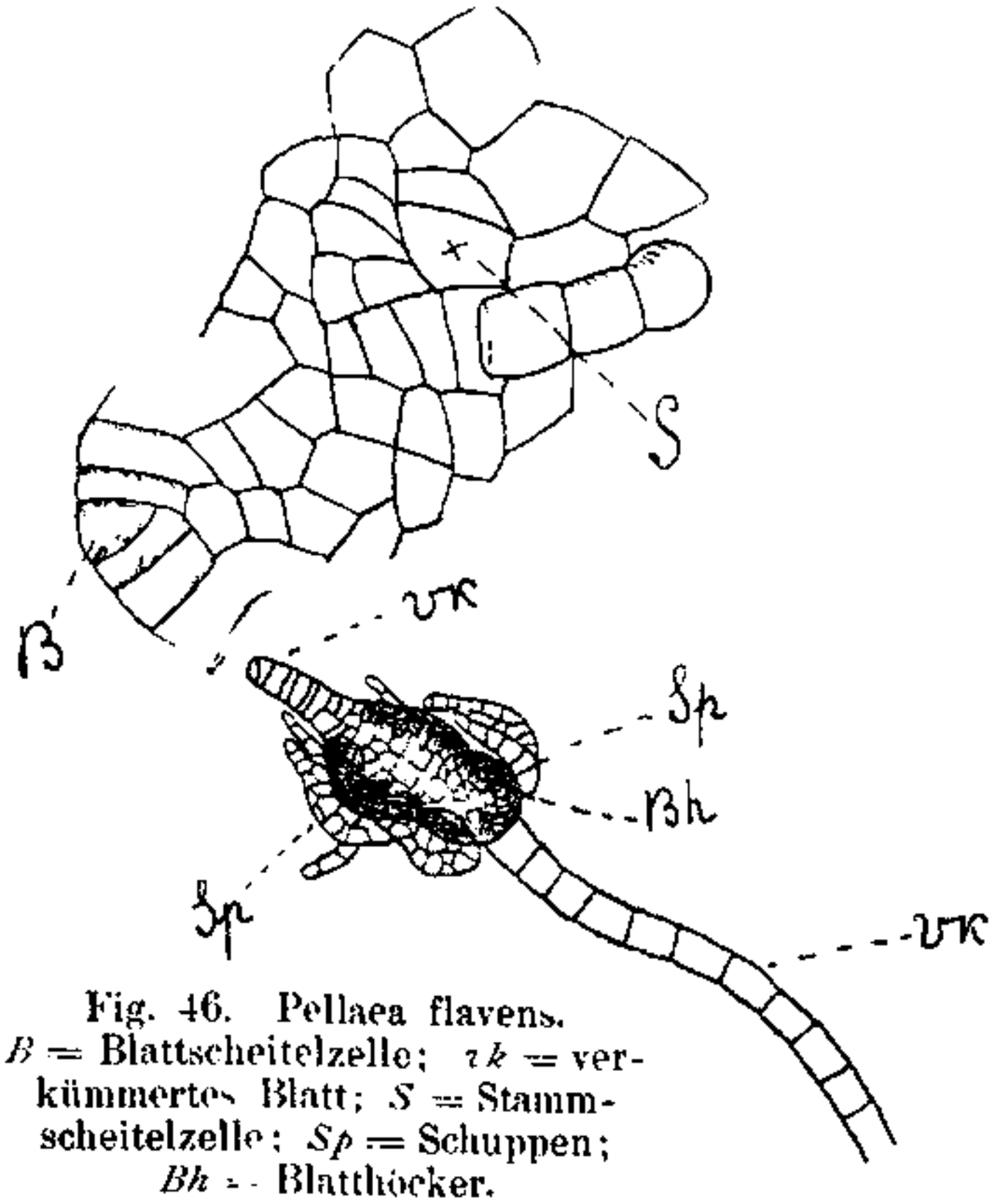


Fig. 46. Pellaea flavens.
B = Blattscheitelzelle; *vk* = verkümmertes Blatt; *S* = Stammscheitelzelle; *Sp* = Schuppen; *Bh* = Blatthöcker.

Rhizoiden entsprangen. Die am Leben gebliebenen verkümmerten Blätter zeigten auch verschiedene Stufen der Ausbildung und waren zu weiterer Entwicklung fähig. Bei einigen Blättern war die Lamina ziemlich groß und hoch differenziert: die Wände der Zellen waren gewellt (Fig. 44), mit Spaltöffnungen und Haaren versehen. Die Stammscheitelzelle bildete sich sehr spät auf dem Stiele des Blattes selbst. Auf der dargestellten Figur sind nur die ersten Teilungen vorhanden (auf der Fig. 44 links, wo zwei Haare stehen). Die Tracheïden werden im Blatte, unabhängig von der Stammknospe, gebildet: sie verlaufen viel weiter nach unten als bis zu dem Orte, wo die Stammknospe erscheint, und zwar in gerader Richtung, ohne sich dieser Stelle zu nähern. Die unabhängige Anlage der Tracheïden von der Stammscheitelzelle wird auch dadurch bewiesen, daß erstere häufig der ganzen Länge nach in gerader Richtung schon ausgebildet sind, während die ersten Teilungen für die Stammscheitelzelle noch fehlen. Die Wurzel wird noch später als der Stammhöcker gebildet. Die ersten Teilungen werden unter dem Tracheïdenstrang im Innern des Gewebes der Blattstielbasis

eintreten (Fig. 45). Auf diesem Präparate waren nur die präliminären Teilungen zur Bildung der Wurzel vollendet, die dreieckige Zelle aber konnte man noch nicht unterscheiden, wie auch die Stammscheitelzelle noch nicht ganz gebildet war. Interessant zu erwähnen ist hier noch die Bildung von Auswüchsen des Blattes und des Stieles, welche senkrecht zu der Oberfläche der zuerst entstandenen Lamina sich befanden.

Einmal habe ich zwei Blätter mit gut entwickelter Lamina dicht nebeneinander, aus einem Prothallium entspringend, beobachtet. Unten war ein Höcker vorhanden, aber ich konnte auf ihm die Stammscheitelzelle nicht finden.

Fast alle verkümmerten Blätter, die ich nach viermonatlicher Verdunkelung untersuchte, bildeten auf sich einen beblätterten Sproß. Die Lage, welche die neuentstandenen Sproßglieder auf dem verkümmerten Blatte hatten, war bei den einzelnen Individuen verschieden: sie standen entweder an der Spitze desselben, in der Mitte oder an der Basis, am häufigsten aber ziemlich oben auf dem Blatte. So oft die verkümmerten Blätter aus einem Faden bestanden, traten die Teilungen in einer oder mehreren nebeneinander stehenden Zellen desselben auf und führten zur Bildung eines Zellpolsters. Später teilten sich auf einer Seite des Polsters die Zellen besonders lebhaft und wurden sehr reichlich mit Protoplasma angefüllt; dann bildete sich ein Höcker, der

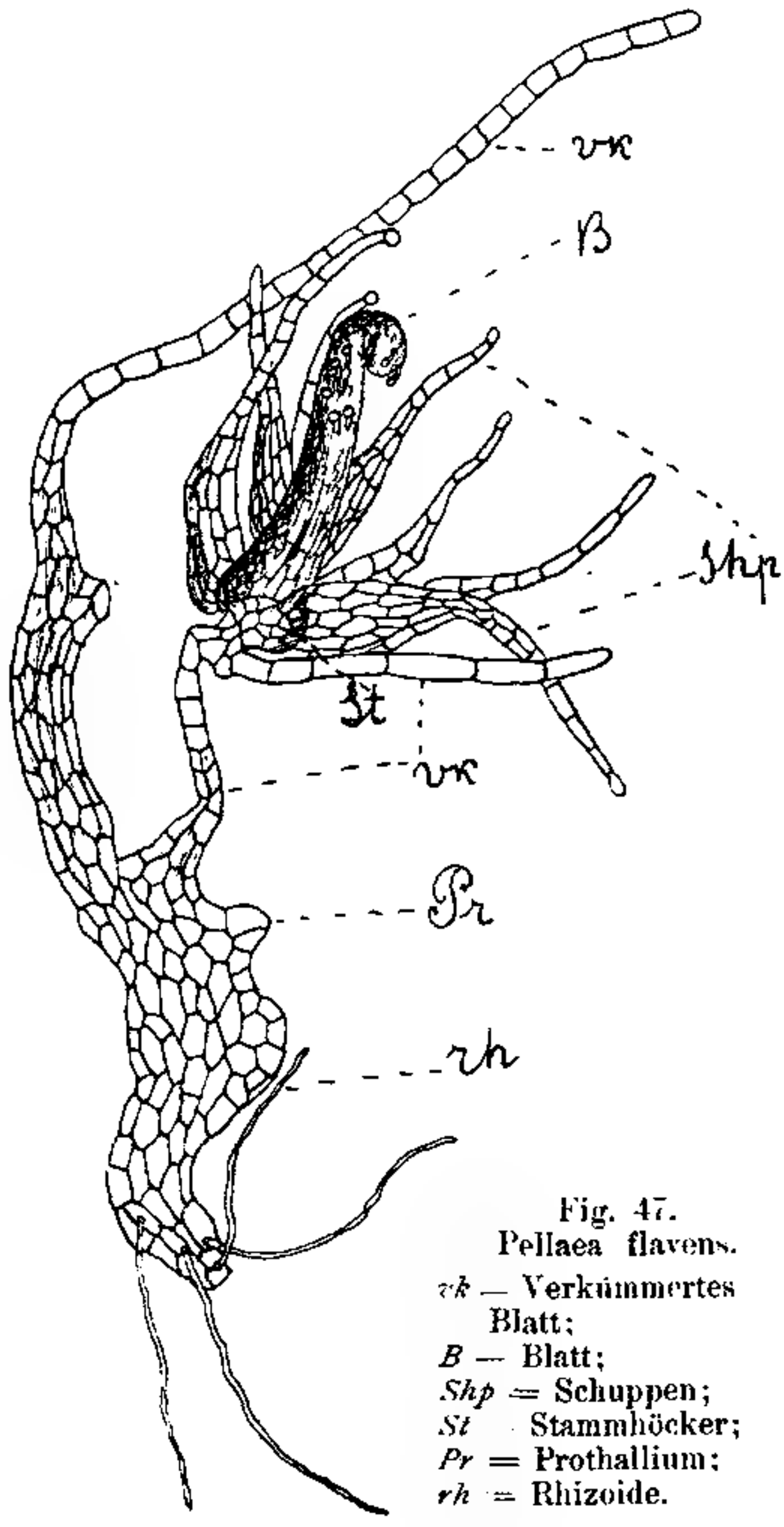


Fig. 47.
Pellaea flavens.
vk — Verkümmertes Blatt;
B — Blatt;
Shp = Schuppen;
St Stammhöcker;
Pr = Prothallium;
rh = Rhizoide.

sich mit später zu Schuppen werdenden Haaren bedeckte. Die Teilungen auf Fig. 46 zeigen uns, daß dieser Höcker ein Blatthöcker ist: er erhebt sich weit über das Polster und wächst sehr schnell heran. Nach einiger Zeit erscheint hinter dem Blatthöcker auf dem früher entstandenen Zellpolster die Stammscheitelzelle, so daß sie auf diese Weise durch das Blatt gestützt wird (Fig. 46). Bei diesen hoch an den Blättern entstandenen Sprossen entwickelte sich die Wurzel noch später als bei den auf dem Prothallium selbst gebildeten. Auch die spärlich vorhandenen Tracheïden erschienen sehr spät in dem verkümmerten Blatte selbst, wie auch bei dem auf ihm entstandenen Sprosse (Fig. 47). Die auf dieser Figur dargestellte junge Pflanze ist reichlich durch aus dem Faden entspringende Schuppen geschützt, was man leicht verstehen wird in Anbetracht der Tatsache, daß dieser Faden nichts anderes als ein verkümmertes, seiner Natur nach zu solchen Bildungen fähiges Blatt ist. In vielen Fällen bildete sich die Wurzel an der Basis des verkümmerten Blattes selbst früher, als bei dem auf ihm entstandenen Sproß. So oft der neue Sproß hoch auf dem verkümmerten Blatte entsteht, wird dieses letztere nach einiger Zeit ganz zur Seite gedrängt (Fig. 48), und dort, wo dieses Blatt mit der neuen Sproßvegetation in Kontakt steht, wird die Anordnung der Zellen des abortierten Blattes ganz verwischt, denn dieselben werden mit in die Entwicklung des neuen Sprosses hineingezogen. Auch die spätere Entstehung der Wurzel zu einer Zeit, wo das Blatt schon eine bedeutende Größe erreicht hat, ist hier gut zu verfolgen. So oft aber die neue Pflanze ziemlich weit von der Spitze des verkümmerten Blattes entsteht, kann man diese länger als im vorherigen Falle nach der Entwicklung des beblätterten Sprosses unterscheiden.

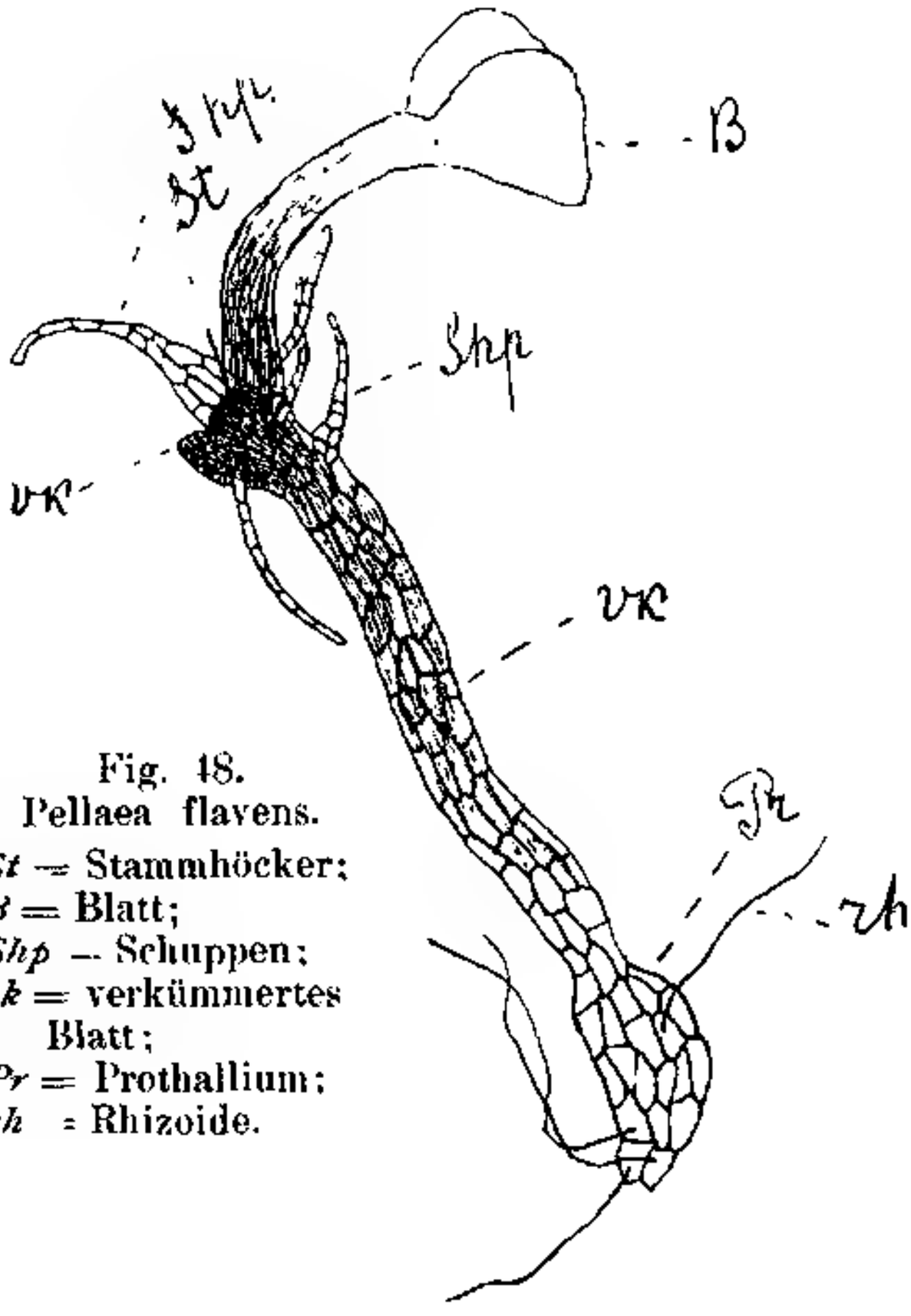


Fig. 48.
Pellaea flavens.
St = Stammhöcker;
B = Blatt;
Shp = Schuppen;
vk = verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
rh = Rhizoide.

Wie wir schon oben erwähnt haben, erreicht das verkümmerte Blatt selbst, auf welchem der Sproß entsteht, manchmal eine viel höhere Entwicklung, wahrscheinlich unter dem Einfluß des eingedrungenen Lichtes (Fig. 49): es verbreitert sich in eine Fläche mit gewellten Zellwänden, auf welchen sich Spaltöffnungen und Haare entwickeln, im Innern Tracheïden. Manchmal wuchs aus einem verkümmerten Blatte ein anderes ebenso verkümmertes, welches eine bedeutende Größe erreichte, ohne daß die Stammknospe gebildet wurde (Fig. 50).

Nach einem viermonatlichen Aufenthalt im Dunkeln wurde ein Teil der Kulturen $3^1/_2$ Wochen lang ans Licht gestellt; unter ihnen habe ich viele interessante Fälle gefunden, doch kann ich nicht sagen, ob der Einfluß des Lichtes oder nur die weitere Entwicklung diese Veränderungen veranlaßten, da ich keine Kontrollversuche machte.

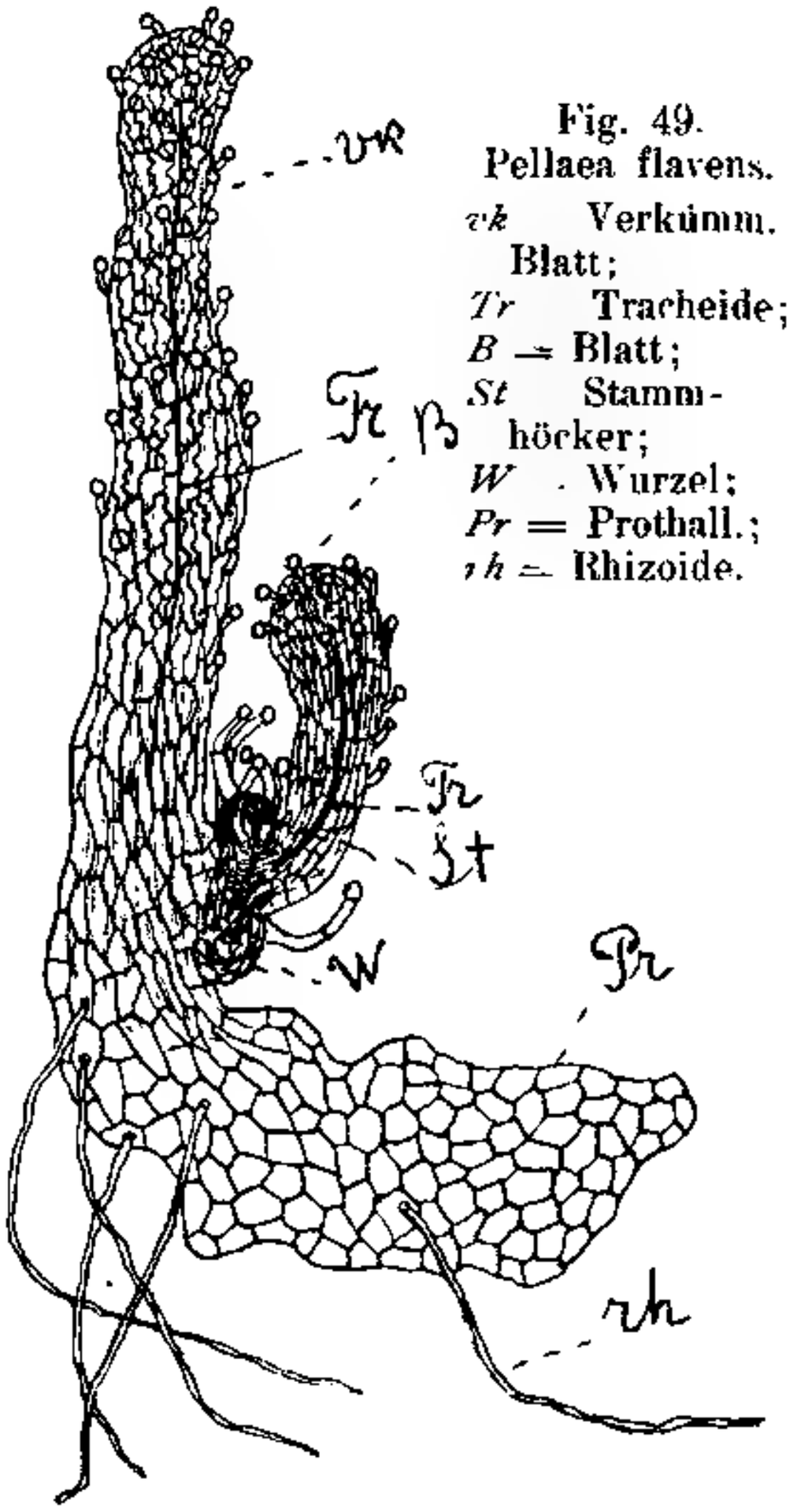


Fig. 49.
Pellaea flavens.
vk Verkümm. Blatt;
Tr Tracheide;
B = Blatt;
St Stammhöcker;
W Wurzel;
Pr = Prothall.;
rh = Rhizoide.

Ein verkümmertes Blatt z. B. hatte drei fadenförmige Auswüchse an der Spitze (Fig. 51), wahrscheinlich Prothallien, welche auf aposporem Wege aus dem Sporophyten herauswuchsen.

In einem anderen Falle fand ich, daß aus der Spitze des verkümmerten Blattes ein neuer Sproß entstanden war: er war schon mit einer Tracheïde versehen, dagegen fehlte dieselbe dem verkümmerten Blatte, aus welchem er hervorging. Der obere rechte Teil des Blattes wuchs auch weiter, aber die Zellen, wo der Auswuchs entsprang, waren vertrocknet und braun, und ich konnte die Übergangszellen nicht unterscheiden, darum auch nicht sagen, ob hier ein Prothallium, eine Schuppe oder vielleicht eine Übergangsform zwischen beiden vorlag.

Zwischen diesen Exemplaren fand ich alle Übergänge vom Prothallium zum Blatte, und manchmal gingen die Zellen von beiden Generationen so allmählich ineinander über, daß es unmöglich war, eine scharfe Grenze zu ziehen.

Fig. 52 zeigt einen interessanten Fall: aus einem Prothallium entsprang ein verkümmertes Blatt, aus diesem wieder ein Prothallium, welches von neuem verkümmerte Blätter trug. Nach dem Verlauf der Zellen scheint es, daß die Blätter *a* und *b* unabhängig voneinander, aber dicht nebeneinander entstanden sind, und daß Blatt *b* an seiner Basis eine Stammknospe mit dem ersten normal entwickelten Blatte gebildet hat. Eine Eigentümlichkeit des Blattes (*a*), der wir sogleichnoch öfter begegnen werden, ist die prothalliumähnliche, einschichtige. seitliche Verbreiterung der Blattfläche. Bei einigen Individuen waren diese Auswüchse sehr groß, und die Charaktere des Prothalliums waren deutlich ausgeprägt.

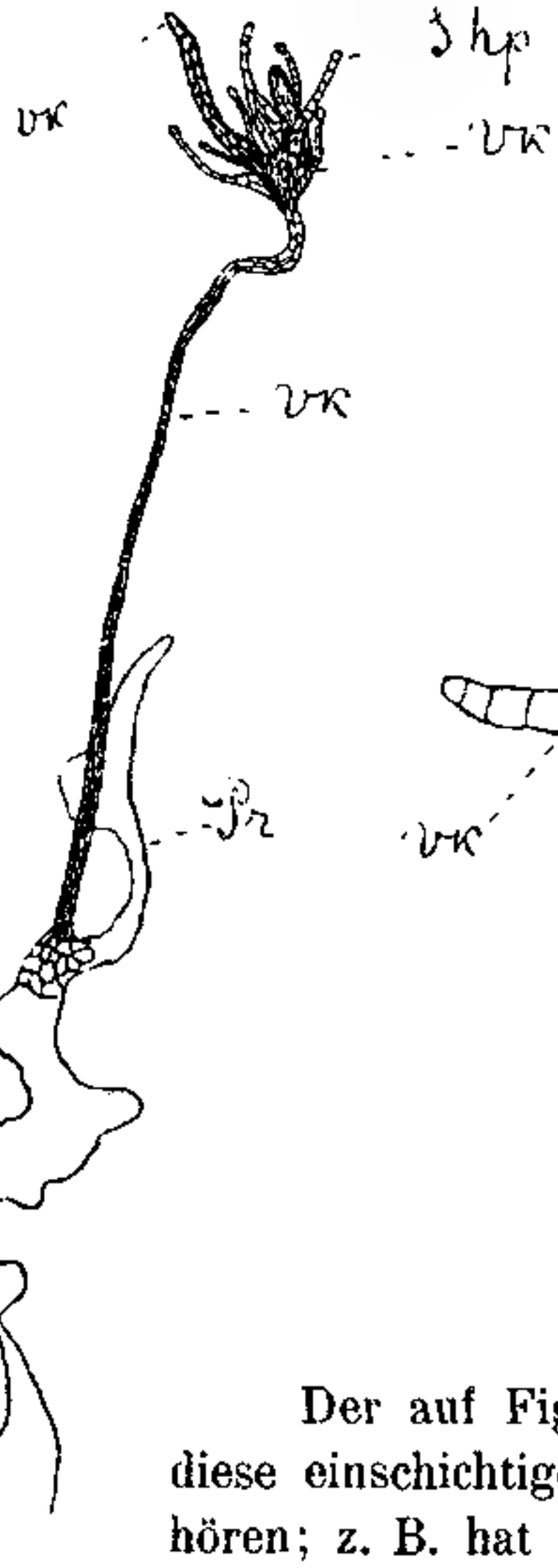
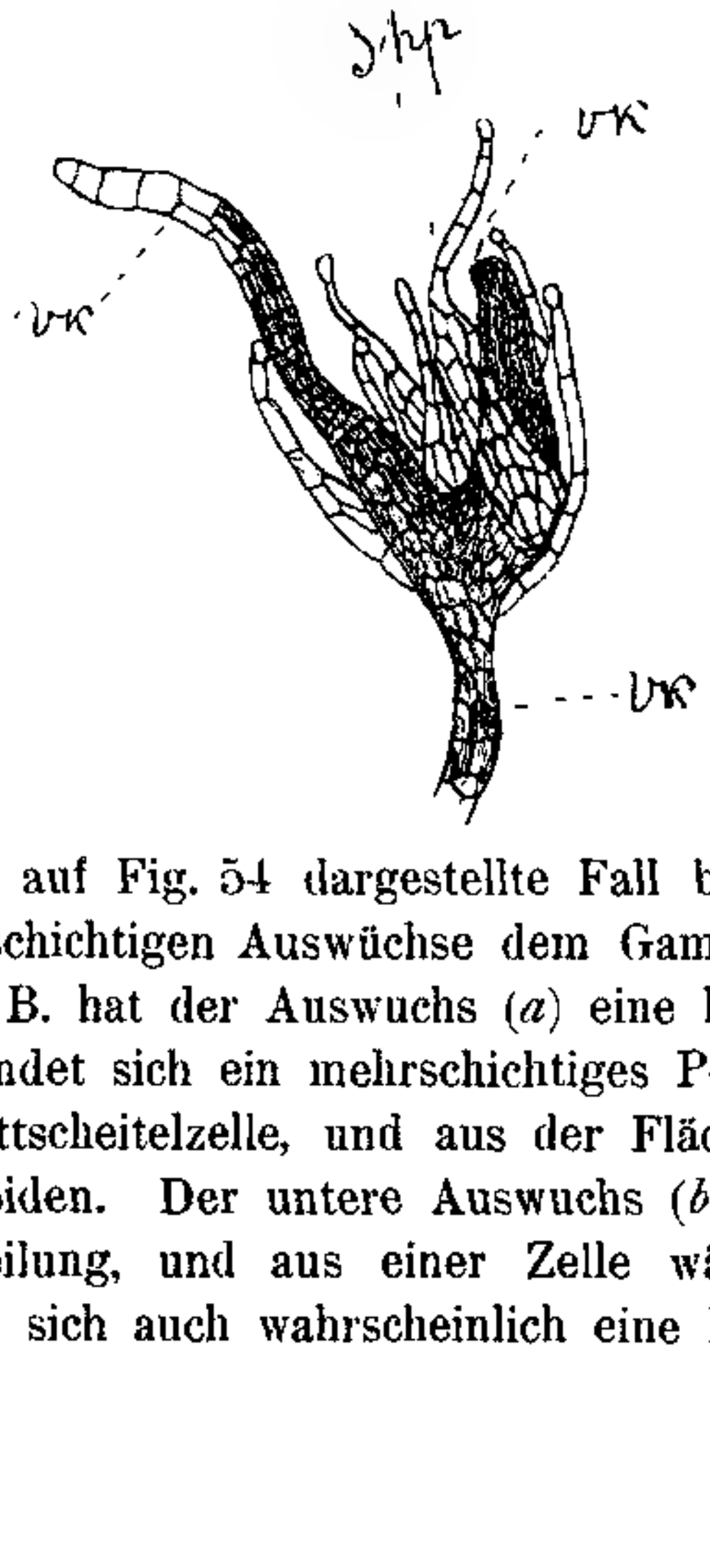


Fig. 50.
Pellaea flavens.
Shp = Schuppen;
Pr = Prothallium;
vk = verkümmertes Blatt.



Verschiedene Entwicklungsstufen der Sporophytenzellen und ihre verschiedene Lage in bezug zu den Gametophytenzellen sind gut auf den zwei nächsten Figuren zu sehen (Fig. 53, 54).

Der auf Fig. 54 dargestellte Fall beweist uns, daß diese einschichtigen Auswüchse dem Gametophyten angehören; z. B. hat der Auswuchs (*a*) eine herzförmige Gestalt, in der Bucht befindet sich ein mehrschichtiges Polster mit einer ganz differenzierten Blattscheitelzelle, und aus der Fläche des Prothalliums entspringen Rhizoiden. Der untere Auswuchs (*b*) zeigt an einer Stelle sehr lebhafte Teilung, und aus einer Zelle wächst schon ein Haar heraus; hier wird sich auch wahrscheinlich eine Blattscheitelzelle bilden.

Manchmal war das Blatt außerordentlich verkümmert und nur durch wenige Zellen repräsentiert (Fig. 55). Es entspringt aus einem Prothallium und hat zuerst nur einfache, langgestreckte Zellen, weiter nach oben sind einige davon etwas gewellt; dieses Blatt ist nur zwei bis vier Zellschichten dick an der Stelle, wo gewöhnlich von beiden Seiten des Blattes sich die Spaltöffnungen bilden. An seiner Spitze wächst dieses verkümmerte Blatt in ein großes Prothallium aus.

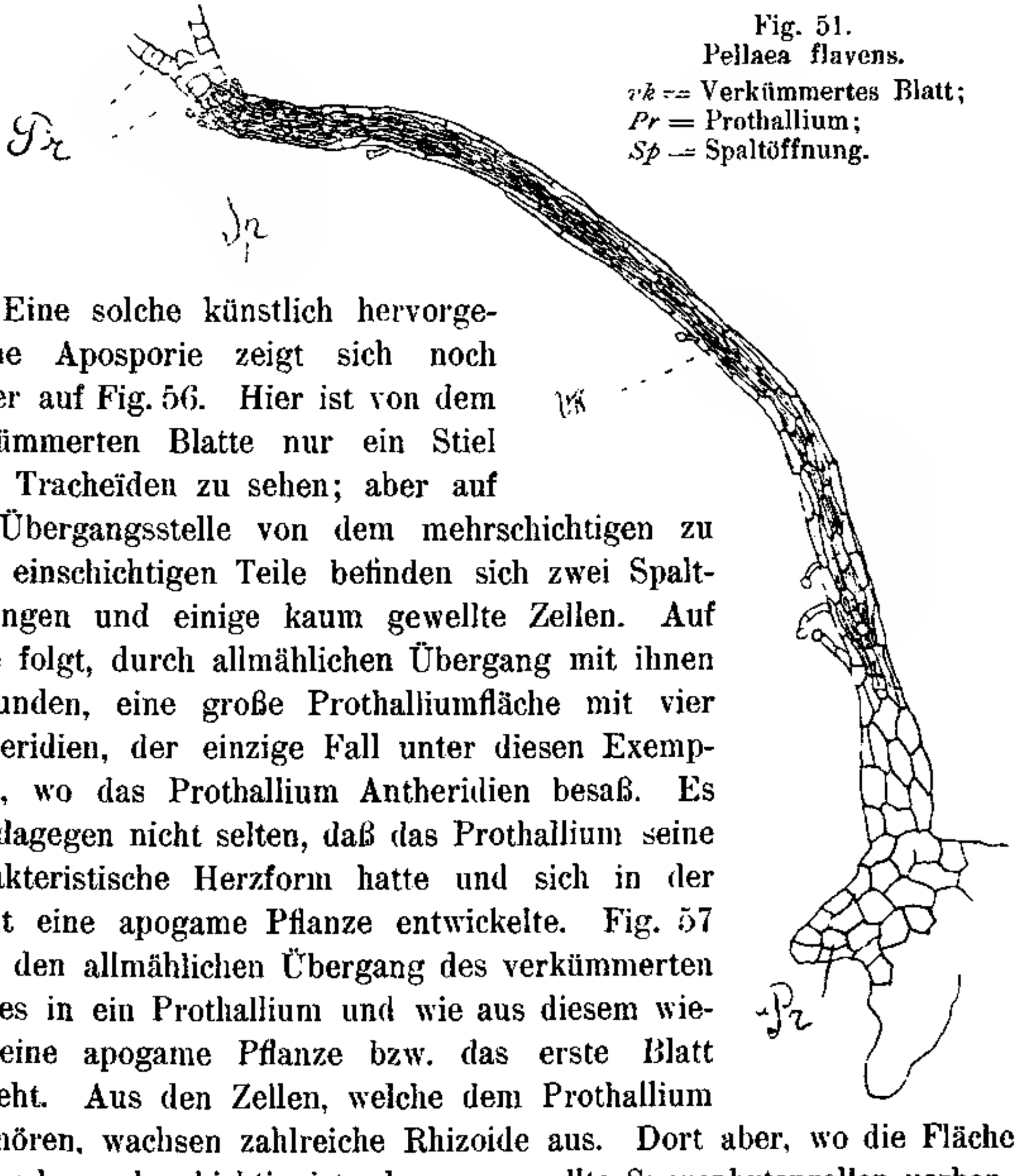


Fig. 51.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
Sp = Spaltöffnung.

Eine solche künstlich hervorgerufene Aposporie zeigt sich noch besser auf Fig. 56. Hier ist von dem verkümmerten Blatte nur ein Stiel ohne Tracheïden zu sehen; aber auf der Übergangsstelle von dem mehrschichtigen zu dem einschichtigen Teile befinden sich zwei Spaltöffnungen und einige kaum gewellte Zellen. Auf diese folgt, durch allmählichen Übergang mit ihnen verbunden, eine große Prothalliumfläche mit vier Antheridien, der einzige Fall unter diesen Exemplaren, wo das Prothallium Antheridien besaß. Es war dagegen nicht selten, daß das Prothallium seine charakteristische Herzform hatte und sich in der Bucht eine apogame Pflanze entwickelte. Fig. 57 zeigt den allmählichen Übergang des verkümmerten Blattes in ein Prothallium und wie aus diesem wieder eine apogame Pflanze bzw. das erste Blatt entsteht. Aus den Zellen, welche dem Prothallium angehören, wachsen zahlreiche Rhizoide aus. Dort aber, wo die Fläche zwei- oder mehrschichtig ist oder wo gewellte Sporophytenzellen vorhanden sind, stehen Spaltöffnungen. Wenn diese letzteren an der Grenze von dem einschichtigen und mehrschichtigen Gewebe sich befanden, war ihre Form etwas unregelmäßig und die Spalte sehr verengt. Nur in der Mitte der Fläche verlaufen Tracheïden, im Stiele aber fehlen sie; überhaupt ist der Stiel sehr wenig differenziert und zeigt Blattcharakter.

Sandkulturen von Pellaea flavens.

Ein Teil der Kulturen wurde auf Sand übertragen und zwar dieselben Entwicklungsstadien wie bei den beschriebenen, im Dunkeln kultivierten Pflanzen. Als ich sie nach 3 Monaten untersuchte, waren sie arm an Chlorophyll, doch waren die Prothallien größer und regelmäßiger als bei den Dunkelkulturen.

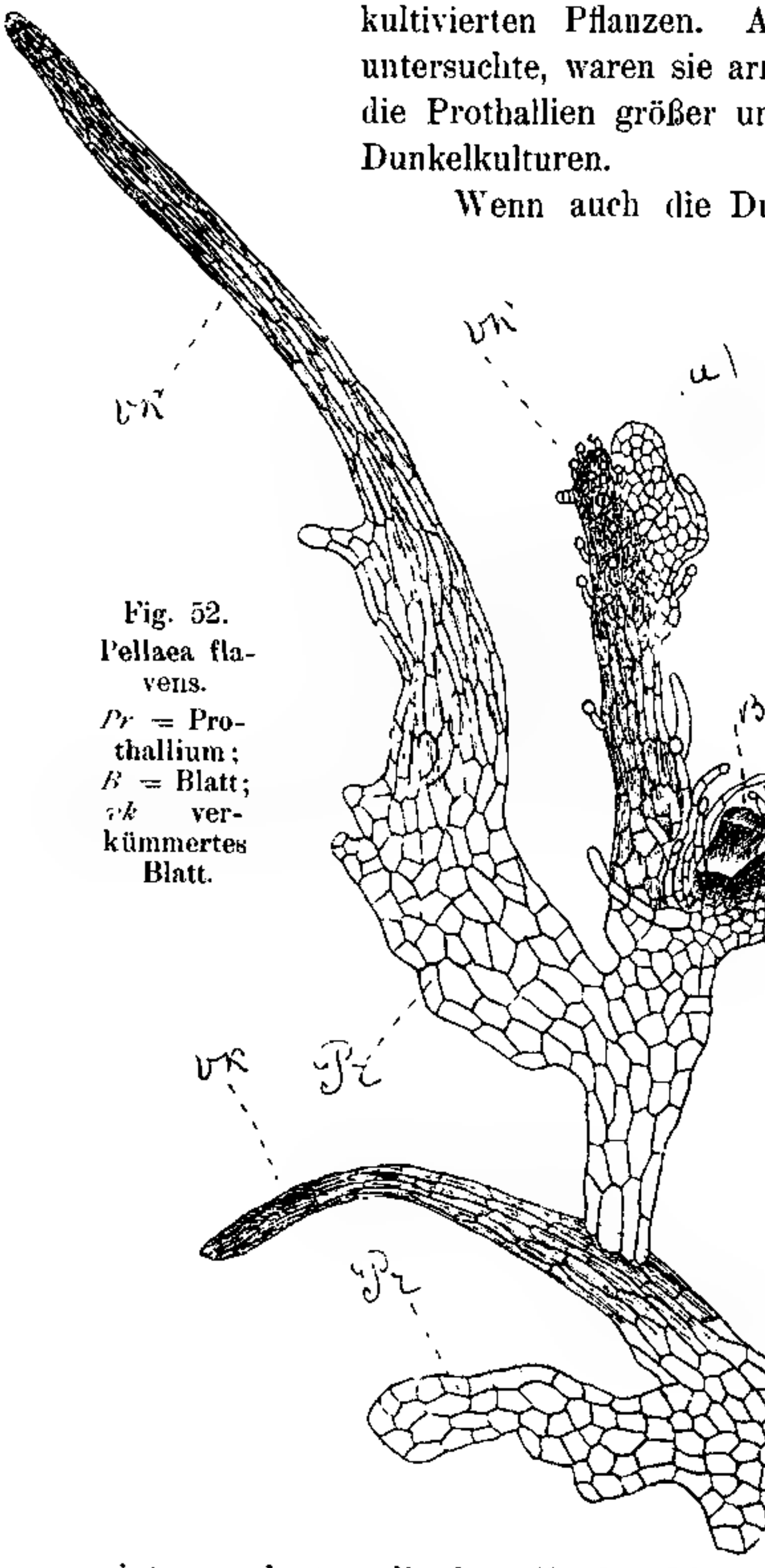


Fig. 52. Pellaea flavens. *Pr* = Prothallium; *B* = Blatt; *vk* verkümmertes Blatt.

Wenn auch die Dunkel- und Sandkulturen eine Ähnlichkeit in mancher Beziehung zeigten, da beide Hungerformen darstellten, waren im ganzen die letzteren viel differenzierter in ihren Formen als die ersteren. Der Mittellappen, welcher aus der Bucht wuchs, war oft reichlich mit Haaren bedeckt, und auf ihm, bzw. auf dem verkümmerten Blatte, waren in einem Falle Spaltöffnungen gebildet (Fig. 58), was ich bei den Dunkelkulturen nie gesehen habe. Während bei den Dunkelkulturen immer viele einen verschiedenen Grad der Verkümmerung zeigende Blätter aus einem Prothallium hervorgingen, war dies bei den Sandkulturen eine relativ seltene Erscheinung, und wenn sie sich zeigte, so hatten die betreffenden Blätter eine ziemlich breite Fläche, auch waren die Zellen weiter differenziert, wahrscheinlich eine Einwirkung des Lichtes.

Ein Unterschied besteht auch in der Anlage der Wurzeln, die bei Sandkulturen viel früher erfolgt als bei Dunkelkulturen. Oft war auf dem Mittellappen die Wurzel schon gebildet, obwohl die Stammscheitelzelle noch nicht vorhanden war. Die Länge der Wurzel bei den Sandkulturen war sehr bedeutend. Bei den Sandkulturen war der beblätterte Sproß nicht so hoch auf den Mittellappen transportiert wie bei den Dunkelkulturen. Es entwickelte sich gewöhnlich aus dem Mittellappen bzw. verkümmertem Blatte ein zweites, ebenso verkümmertes, auf welchem erst die Sproßvegetation erschien; das ihr angehörige dritte Blatt sah fast immer normal aus und entwickelte früher Tracheïden als das zweite Blatt (Fig. 59); dieses letztere war zur Zeit der Entwicklung der dritten und vierten Blätter gewöhnlich

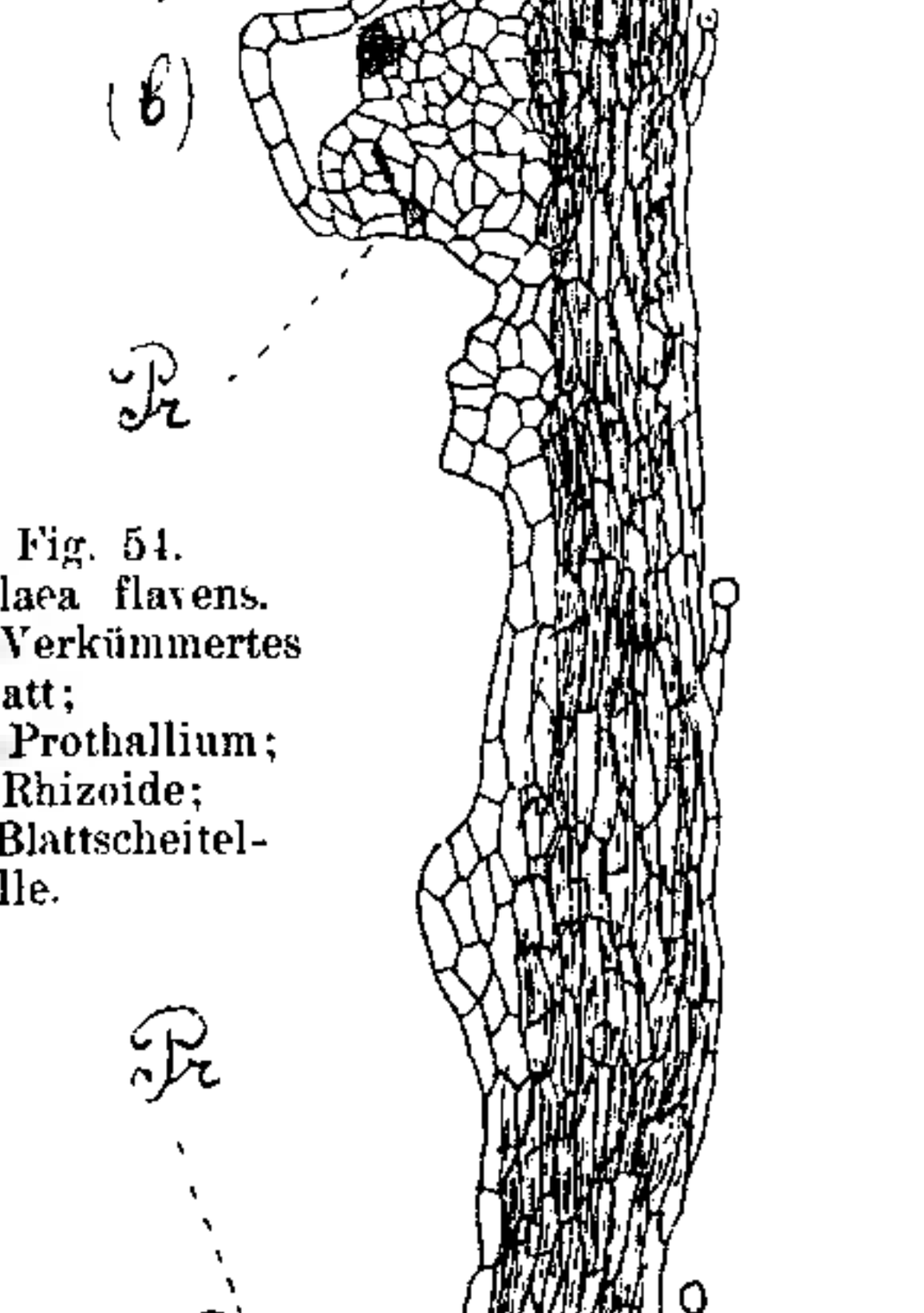


Fig. 54.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
rh = Rhizoide;
X = Blattscheitelzelle.

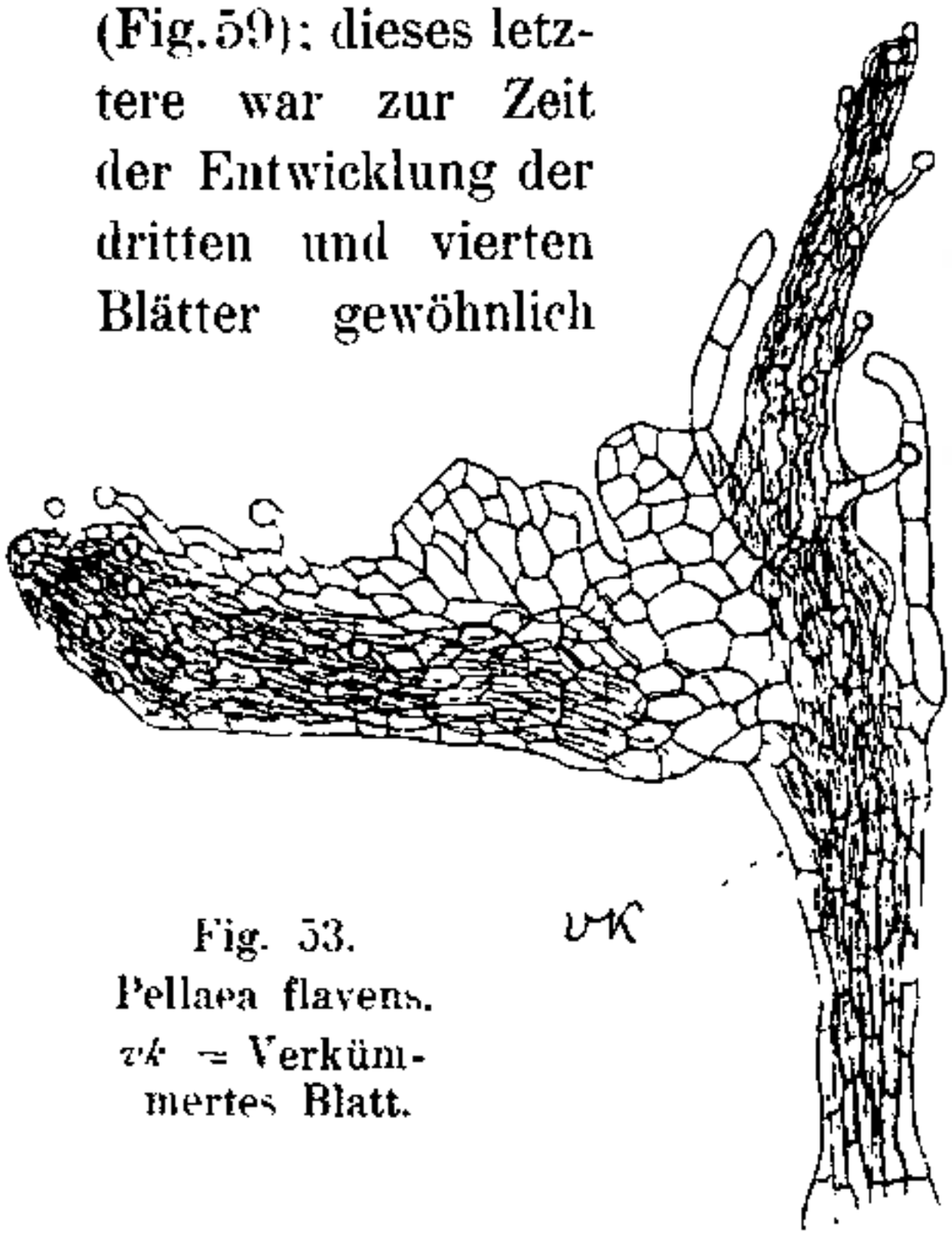
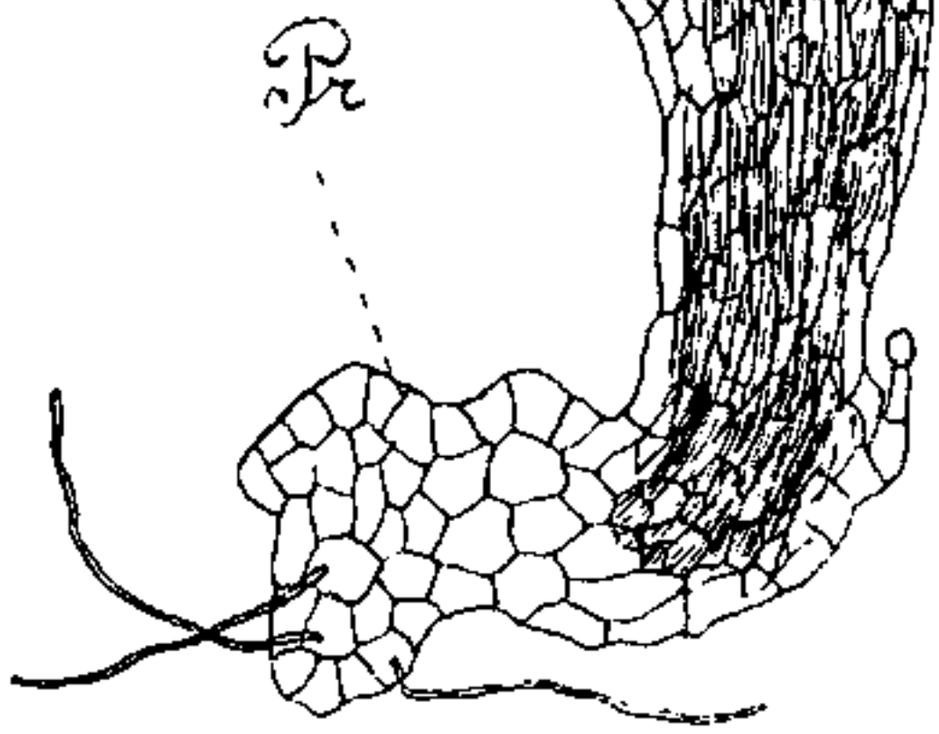


Fig. 53.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt.



aus undifferenzierten Zellen gebaut, die Lamina mit den Spaltöffnungen war noch nicht entwickelt. Der obere Teil, der anfangs gegabelt und ohne Blattscheitelzelle war, verbreiterte sich nach der Entfaltung einiger Blätter und bildete eine Lamina, die fast wie bei den anderen Blättern

aussah. Bei solchen aus der Bucht herausgehobenen Exemplaren entwickelte sich die Wurzel ziemlich spät, wie auch Fig. 59 einen weit entwickelten beblätterten Sproß mit einer Wurzel in ihrer ersten Anlage zeigt. Wenn auch selten, kam es vor, daß die verkümmerten Blätter der Sandkulturen allmählich in Prothallien übergingen (Aposporie). Auch einige Fälle von verkümmerten Blattformen, wie bei den Dunkelkulturen, kamen hier vor, doch werde ich nicht näher auf dieselben eingehen, da sie früher besprochen worden und auch nicht besonders zahlreich waren.

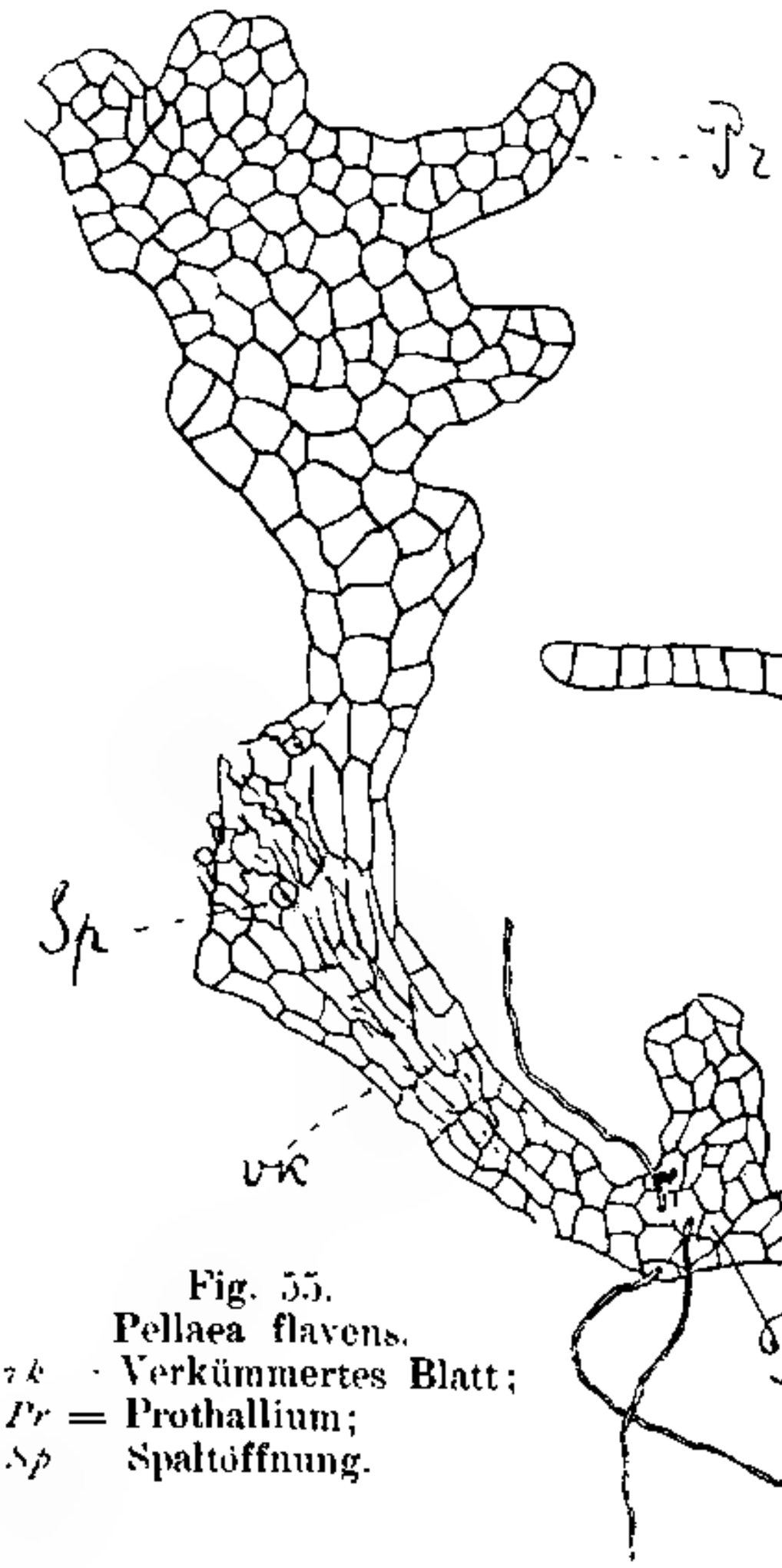


Fig. 55.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Pr = Prothallium;
Sp = Spaltöffnung.

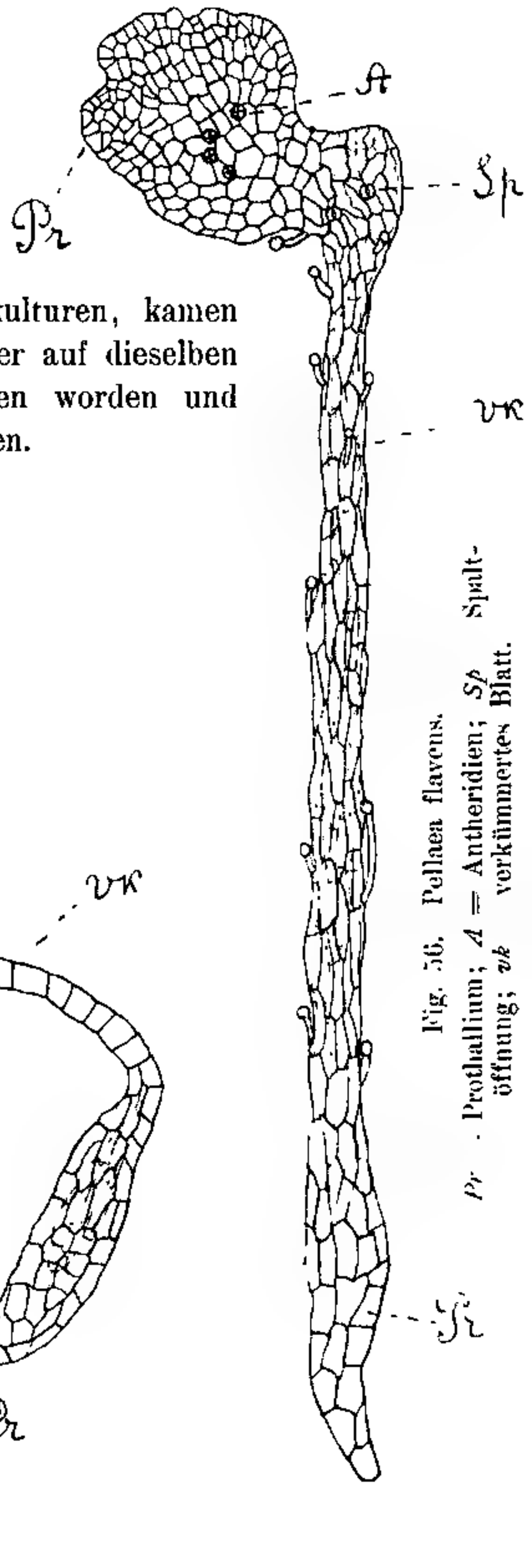


Fig. 56. Pellaea flavens. *Pr* = Prothallium; *A* = Antheridien; *Sp* = Spaltöffnung; *vk* = verkümmertes Blatt.

Regenerationsversuche.

Mit fünf oben beschriebenen apogamen Pellaea- und Notochlaena-Arten, wie mit zwei nicht-apogamen: „Gymnogramme farinifera“ und Notochlaena Marantae, habe ich verschiedene Regenerationsversuche gemacht und folgende Resultate erhalten:

Versuch I:

Das Prothallium von Pellaea nivea wurde in viele Stücke geschnitten. Jedes davon wuchs weiter und erreichte nach einiger Zeit eine unregelmäßige Form mit drei bis fünf an verschiedenen Stellen entstandenen apogamen Pflanzen.

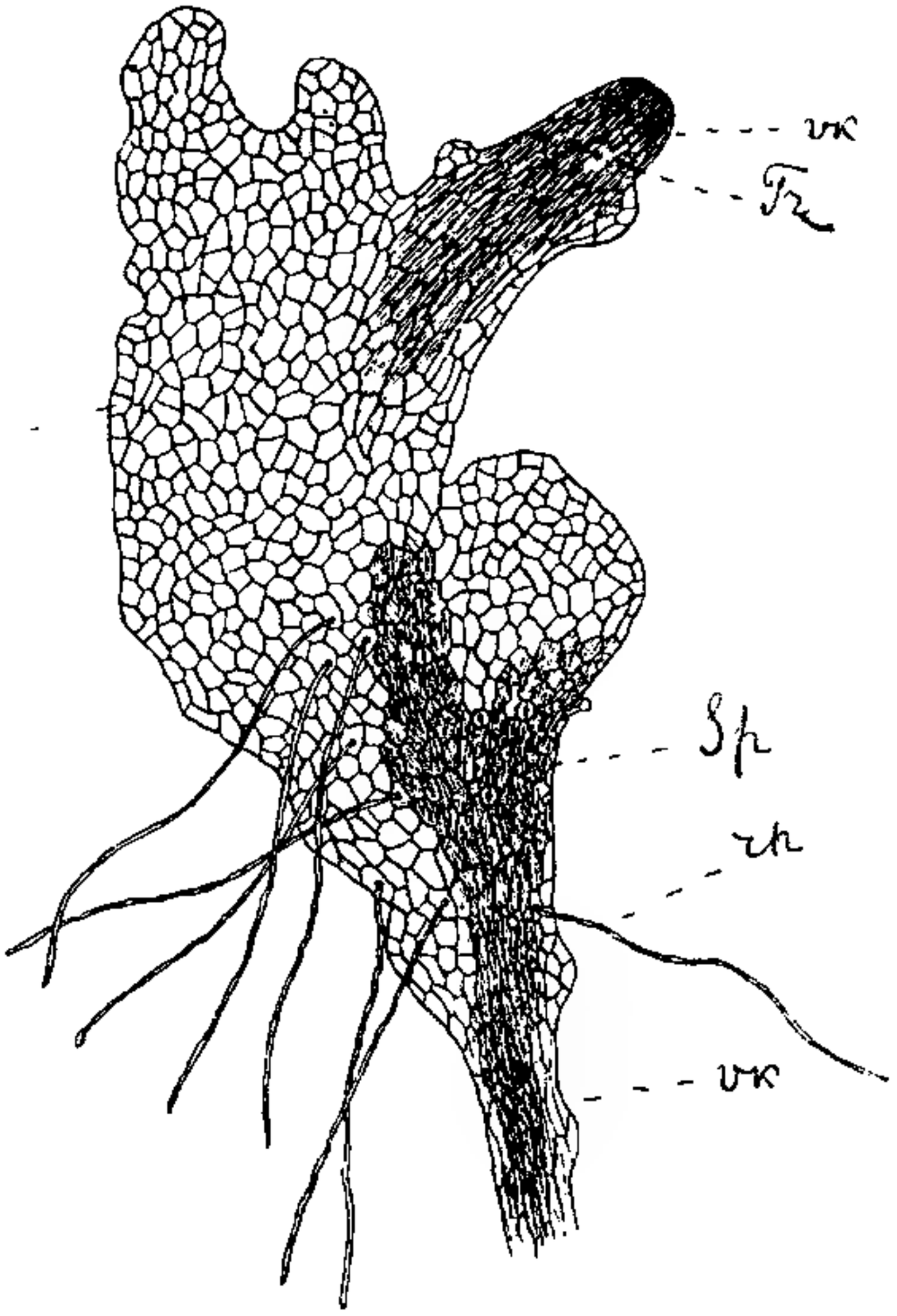


Fig. 57. Pellaea flavens. *Pr* = Prothallium; *rh* = Rhizoide; *Sp* = Spaltöffnung; *vk* = verkümmertes Blatt.

Versuch II:

Bei Notochlaena Eckloniana wurde der Mittellappen aus der Bucht herausgeschnitten. Das Prothallium wuchs nicht mehr an dieser Stelle, sondern der hier vorhandene einzige Lappen des Prothalliums wuchs seitlich weiter und regenerierte eine neue herzförmige Prothalliumfläche mit einem kleinen Höcker (Anlage für die apogame Pflanze) in der Bucht.

Auch bei Pellaea nivea wurde ein analoger Versuch gemacht. Auch hier wuchs das Prothallium an der verletzten Stelle in der Mitte nicht mehr, doch wurden die beiden Lappen größer, ohne eine Herzform zu bekommen, und bei einigen Objekten wuchs an dem der Bucht

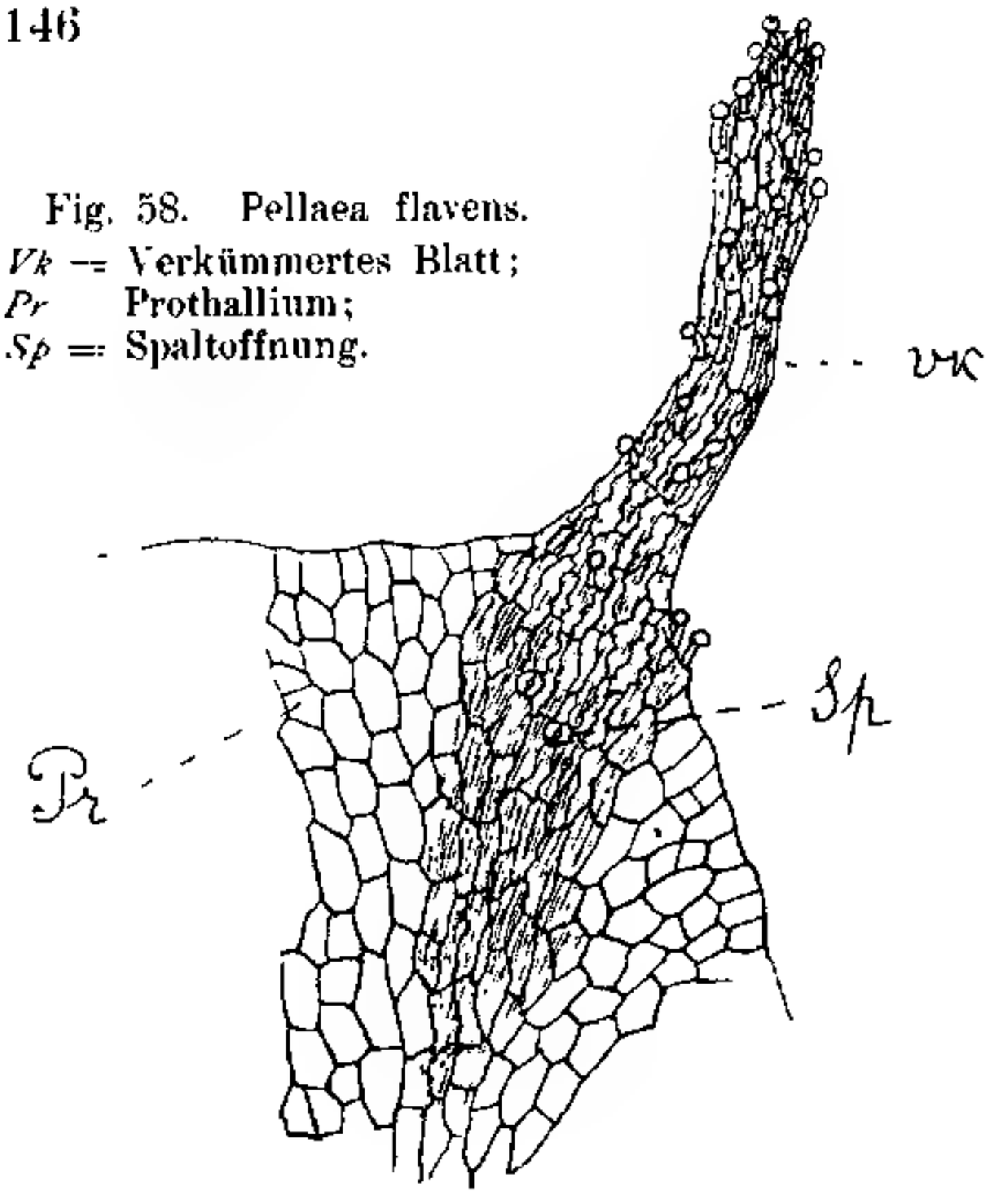


Fig. 58. Pellaea flavens.
Vk = Verkümmertes Blatt;
Pr Prothallium;
Sp = Spaltoffnung.

Fig. 59.
Pellaea flavens.
B = Blatt;
vk = verkümmertes Blatt;
Wa = Wurzelanlage;
St = Stammhöcker;
Pr Prothallium.

zugekehrten Rande des einen Lappens, bei anderen beider Lappen eine bzw. zwei apogame Pflanzen heraus.

Versuch III: Bei Notochlaena Eckloniana wurde das erste in der Bucht stehende Blatt abgeschnitten, aus dem Stammhöcker wuchs ein zweites Blatt hervor.

Versuch IV: Bei Notochlaena Eckloniana wurde das erste und einzige normal entwickelte Blatt abgeschnitten, welches in der Mitte des verkümmerten Blattes, bzw. Mittellappens, neben dem Stammhöcker entwickelt war. Nach einigen Wochen wuchs von der anderen Seite des Stammhöckers ein zweites Blatt. An der Basis des neu entfalteten Blattes entstanden Rhizoiden, der Mittellappen selbst zeigte aber keine weitere Entwicklung. Derselbe Versuch wurde auch mit Pellaea flavens angestellt. Nach einiger Zeit bildete sich eine neue Knospe, höher als die frühere, auf dem Mittellappen. Die frühere Stammknospe aber entwickelte in diesem Falle

kein neues Blatt, was vielleicht auf eine Verletzung derselben zurückzuführen ist.

Versuch V: Es wurde bei Notochlaena Eckloniana, Pellaea nivea. Pellaea flavens der aus der Bucht hervorgehende Mittellappen (verkümmertes Blatt) abgeschnitten und auf Lehm gelegt. Die Resultate bei den verschiedenen Objekten waren verschieden. Bei Pellaea flavens z. B. wuchsen in einem Falle aus dem mittleren Teile des abgeschnittenen Auswuchses viele Rhizoiden auf einer bestimmten Strecke zerstreut (Fig. 60). Einige Zellen bildeten an derselben Stelle eine Anhäufung von Zellen und Auswüchsen, zwischen welchen einer besonders groß war. Diese Neubildung war mehrschichtig, mit Blattsegmenten an der Spitze, nur war die Blattscheitelzelle selbst durch eine quere Wand in zwei Zellen geteilt. Man kann dieses Regenerat als einen mißlungenen Versuch des Mittellappens zur Bildung eines neuen Blattes betrachten.

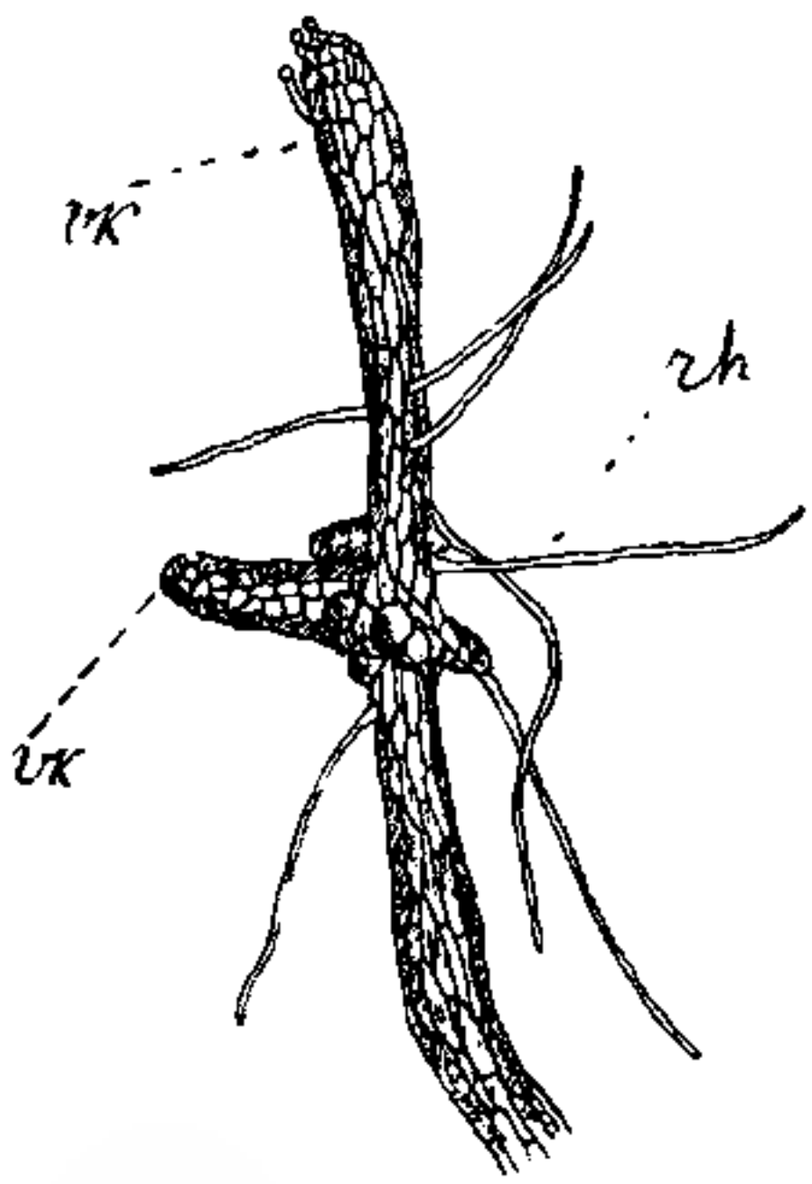


Fig. 60. Pellaea flavens.
rh = Rhizoide;
vk = verkümmertes Blatt.

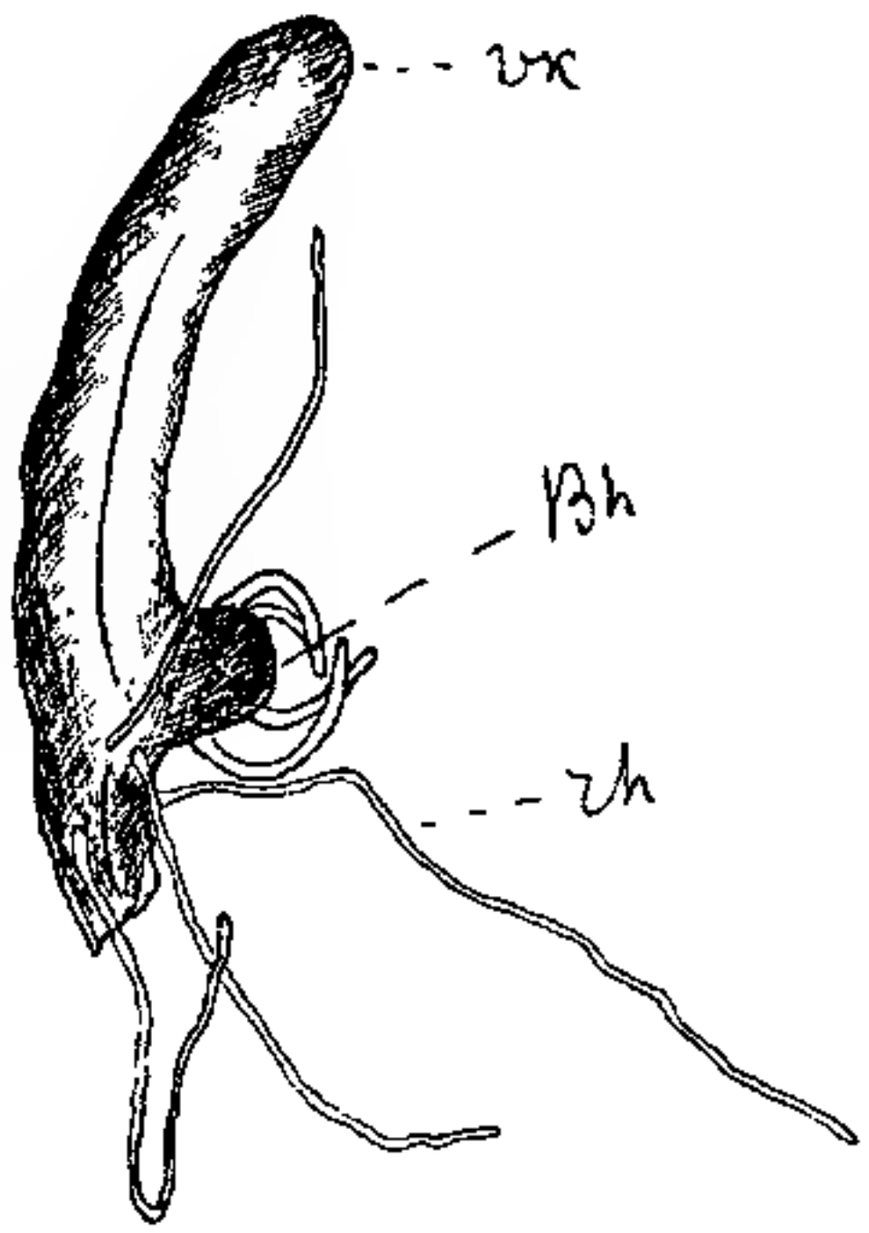


Fig. 61. Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
Bh = Blatthöcker;
rh = Rhizoide.

In anderen Fällen bei Pellaea flavens wurden Rhizoiden an der Basis des verkümmerten Blattes (Mittellappens) gebildet; in seinem Innern differenzierten sich Tracheiden, welche sich dem Höcker (Fig. 61) mit einer Blattscheitelzelle zuwandten.

Es konnte aber auch eine andere Bildung vorkommen, indem die oberen Zellen des verkümmerten Blattes weiter wuchsen: es bildete

Fig. 62.
Pellaea flavens.
vk = Verkümmertes Blatt;
As = Auswuchs;
Tr = Tracheide.

sich zuerst ein mehrschichtiger Körper mit einfachen polyedrischen Zellen (Fig. 62). Zwei nebeneinander stehende Oberflächenzellen besitzen tracheidale Verdickungen, welche mit Phlorogluzin und Salzsäure Holzreaktion zeigten. Der mehrschichtige Auswuchs konnte in einen einschichtigen übergehen.

Bei Pellaea nivea wuchsen die seitlichen Zellen des Mittellappens unmittelbar in ein Prothallium aus (Fig. 63). Auf dieser Figur hat das Prothallium Herzform, und aus seiner Oberfläche wie auch aus dem Mittellappen, dem Entstehungsort des Prothalliums gegenüber, wuchsen Rhizoiden heraus.

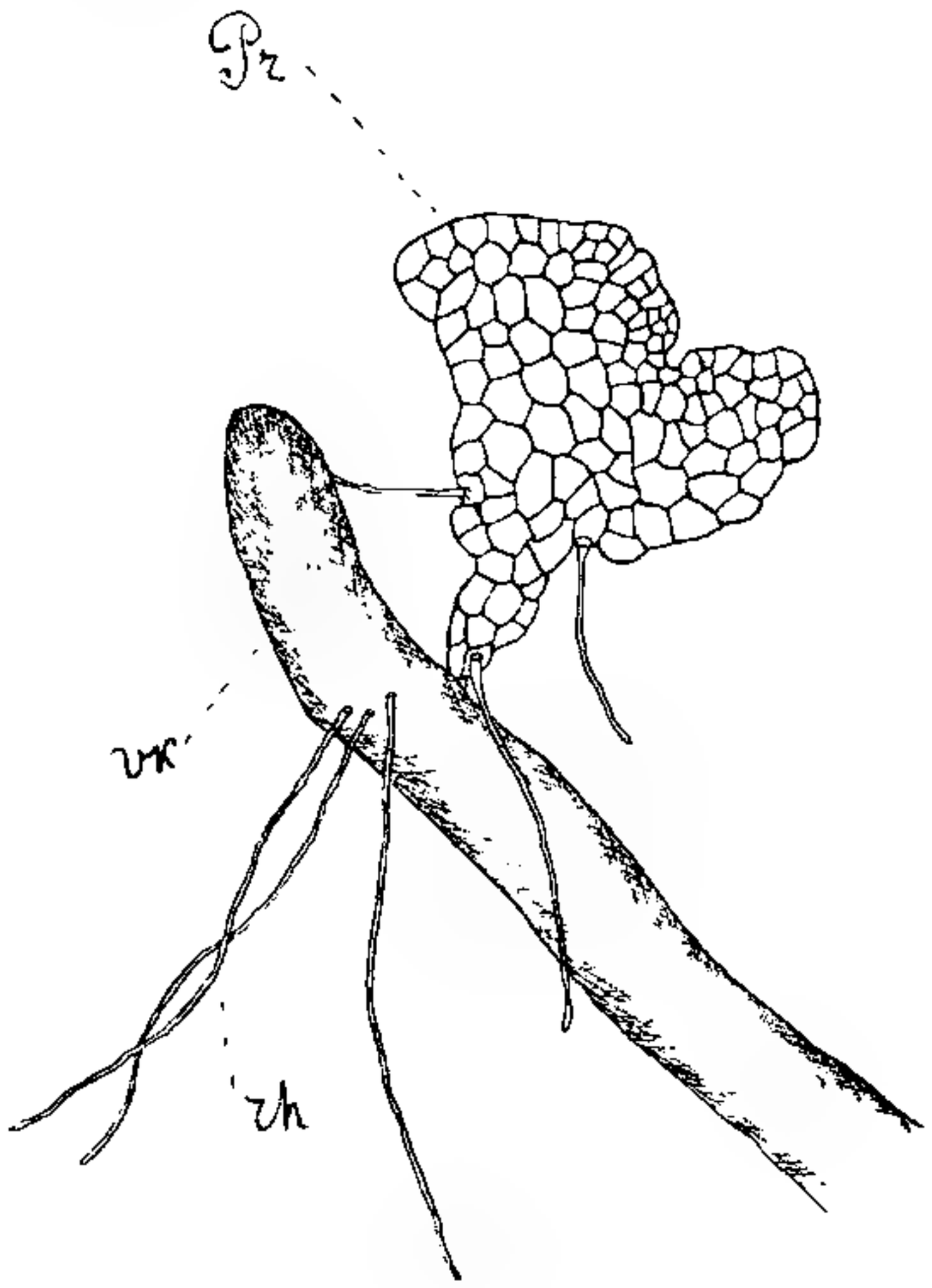


Fig. 63. Pellaea nivea. *vk* = Verkümmertes Blatt; *Pr* = Prothallium; *rh* = Rhizoide.

Versuch VI: Es wurden die Keimblätter und die darauf folgenden abgeschnitten und auf den Boden gelegt. Die Folgeblätter haben keine Neubildungen gegeben, vergrößerten aber ihre Fläche außerordentlich. Auch die Keimblätter konnten nur, wenn sie ganz jung waren, in den embryonalen Zustand zurückkehren und Regenerate geben. Die Art und Weise der Neubildungen war bei den einzelnen Individuen sehr verschieden. Auf Fig. 64 bei Pellaea nivea bildeten sich zuerst an der Basis des Stieles Rhizoiden. Auch die Fläche der Lamina

wuchs immer weiter, nahm manchmal eine sehr unregelmäßige Form an, und ihre Zellen wurden einfacher, je mehr sie sich der Spitze näherten (Fig. 65). Nach längerer Kultur auf Lehm wuchs aus der Basis des Stieles ein Höcker mit polyedrischen Zellen, anscheinend ein verkümmertes Blatt. Erst aus diesem Auswuchse bildete sich ein ganz normal aussehendes Blatt, das an seinem Stiele einen wahrscheinlich zum Stammhöcker werdenden Zellkomplex trug.

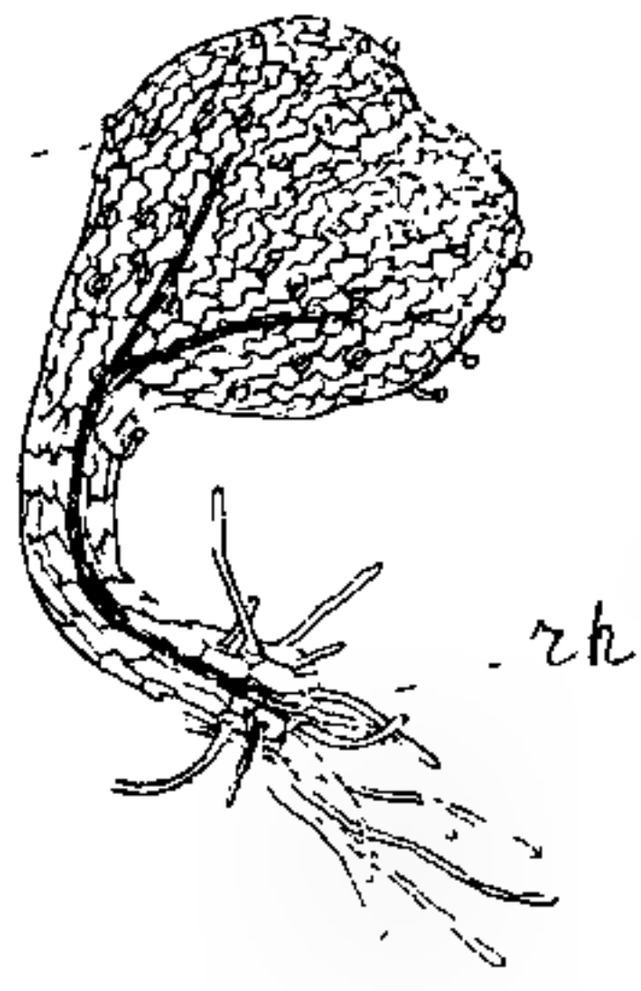


Fig. 64. Pellaea flavens.

In anderen Fällen wurden keine Rhizoiden gebildet (Fig. 66), sondern die Zellen an der Basis des Blattstiels wuchsen in ein fehlgeschlagenes Blatt aus. Es besaß in der Dicke drei bis vier Reihen nicht differenzierter Zellen ohne Tracheiden; Spaltöffnungen und Haare dagegen waren vorhanden. An seiner Basis bildete sich ein Höcker, der die ersten Teilungen zur Bildung einer durch Haare geschützten Stammscheitelzelle zeigte. Die Tracheiden wenden sich von dem Blattstiele zu diesem Höcker.

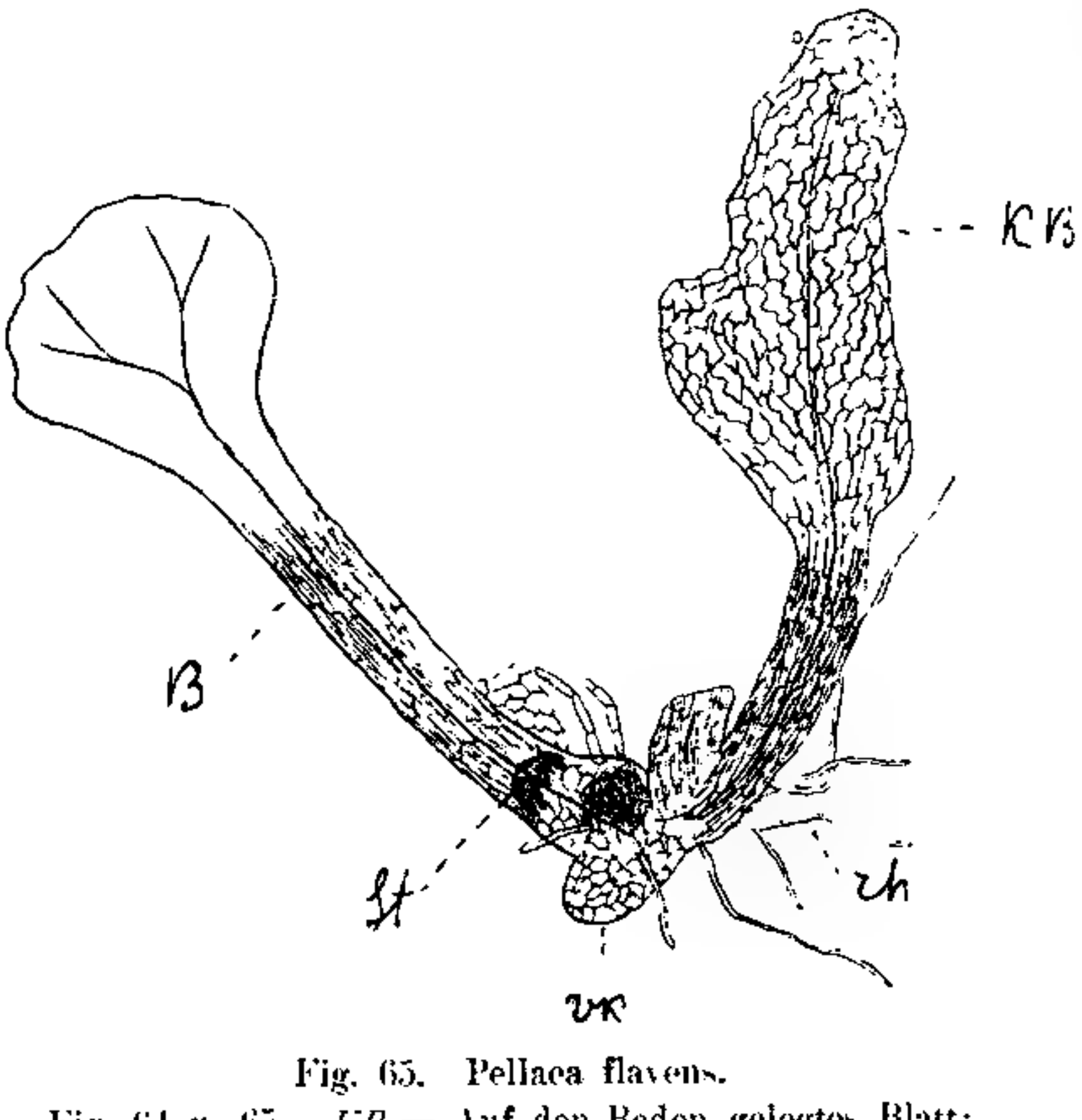


Fig. 65. Pellaea flavens.

Fig. 64 u. 65. *KB* = Auf den Boden gelegtes Blatt; *vk* = verkümmertes Blatt; *B* = neu erwachsenes Blatt; *rh* = Rhizoide; *St* = Stammhöcker.

Wie wir gleich sehen werden, kann die Spitze des Blattes auch ein Sitz von Neubildungen sein. Es kam z. B. vor, daß aus der Spitze des Blattes ein dichtes Büschel von Rhizoiden auswuchs. Eine andere Art von Neubildung zeigt Fig. 67. Hier entwickelte sich die Spitze der Blattlamina von Pellaea nivea weiter und ergab einen mehrschichtigen Auswuchs, welcher eine unmittelbare Verlängerung der Zellen der Blatt-

flächen darstellt, nur daß die Epidermis hier nicht differenziert ist. Wie im früheren Falle sind auch hier zwei Oberflächenzellen mit tracheidalen Verdickungen versehen. Die Bildung eines solchen Auswuchses kann man wahrscheinlich als einen Versuch des Blattes zur Erzeugung eines neuen Sprosses betrachten. Bei Pellaea flavens (Fig. 68) waren die Zellen des Auswuchses an einer Stelle sogar etwas gewellt und kleine Interzellularräume vorhanden. Auch sehen wir hier deutlich, wie plötzlich das Blatt manchmal in den Auswuchs übergeht: an der Grenze beider Gewebe findet man die für die Spaltöffnungen abgeschnittenen Zellen, welche aber noch nicht durch weitere Teilungen in Schließzellen differenziert sind. Bei den anderen Präparaten von Pellaea flavens fand ich die Zellen zuerst mehr gewellt, die Interzellularräume viel größer, den Auswuchs, der oft in ein einschichtiges prothalliumähnliches Gewebe überging, viel länger. Solche Neubildungen habe ich auch bei Gymnogramme farinifera erhalten; in einigen Fällen erreichten sie eine bedeutende Größe, und zwischen den gewellten Zellen am Rande der Fläche befanden sich 2—3 Spaltöffnungen. Häufig wuchs auch bei derselben Pflanze aus dem Stiele des Blattes ein Prothallium, das mit Rhizoiden (Fig. 69) und manchmal auch mit Antheridien bedeckt war.

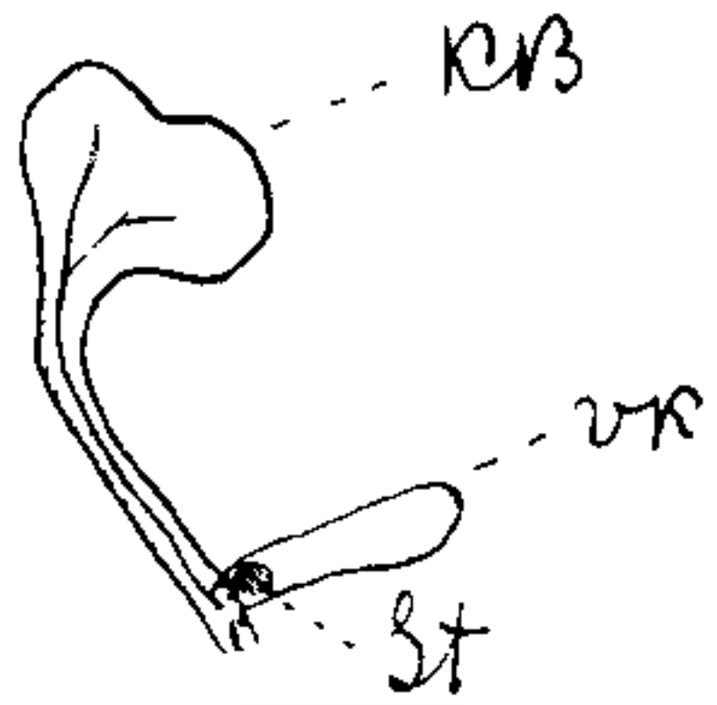


Fig. 66. Pellaea flavens
KB = Auf den Boden gelegtes Blatt, *vk* = verkummertes Blatt; *St* = Stammhöcker.

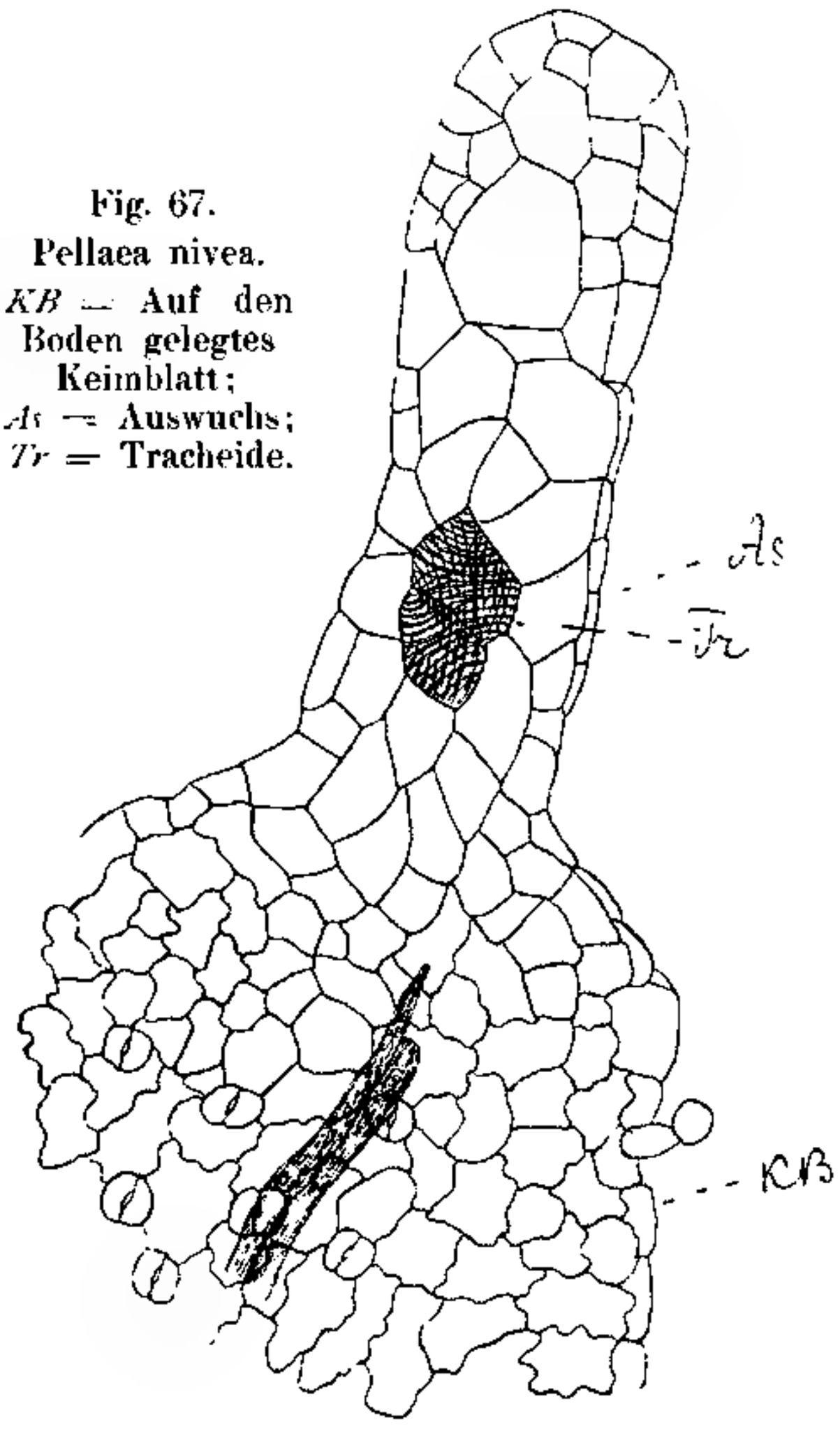


Fig. 67.
Pellaea nivea.
KB = Auf den Boden gelegtes Keimblatt;
As = Auswuchs;
Tr = Tracheide.

Auch die Oberflächenzellen der Blattlamina behalten in

manchen Fällen lange Zeit embryonalen Charakter und können weiter wachsen. Fig. 70 stellt z. B. einen solchen Fall bei Pellaea nivea dar: die neugebildeten, großen, kugeligen Zellen ragen stark über die Fläche hervor und verlängern sich weiter in einen langen, fadenförmigen, reich mit Chlorophyll gefüllten Auswuchs. Auf der anderen Seite der Lamina hat eine Oberflächenzelle auch eine brutknospenähnliche Neubildung gegeben.

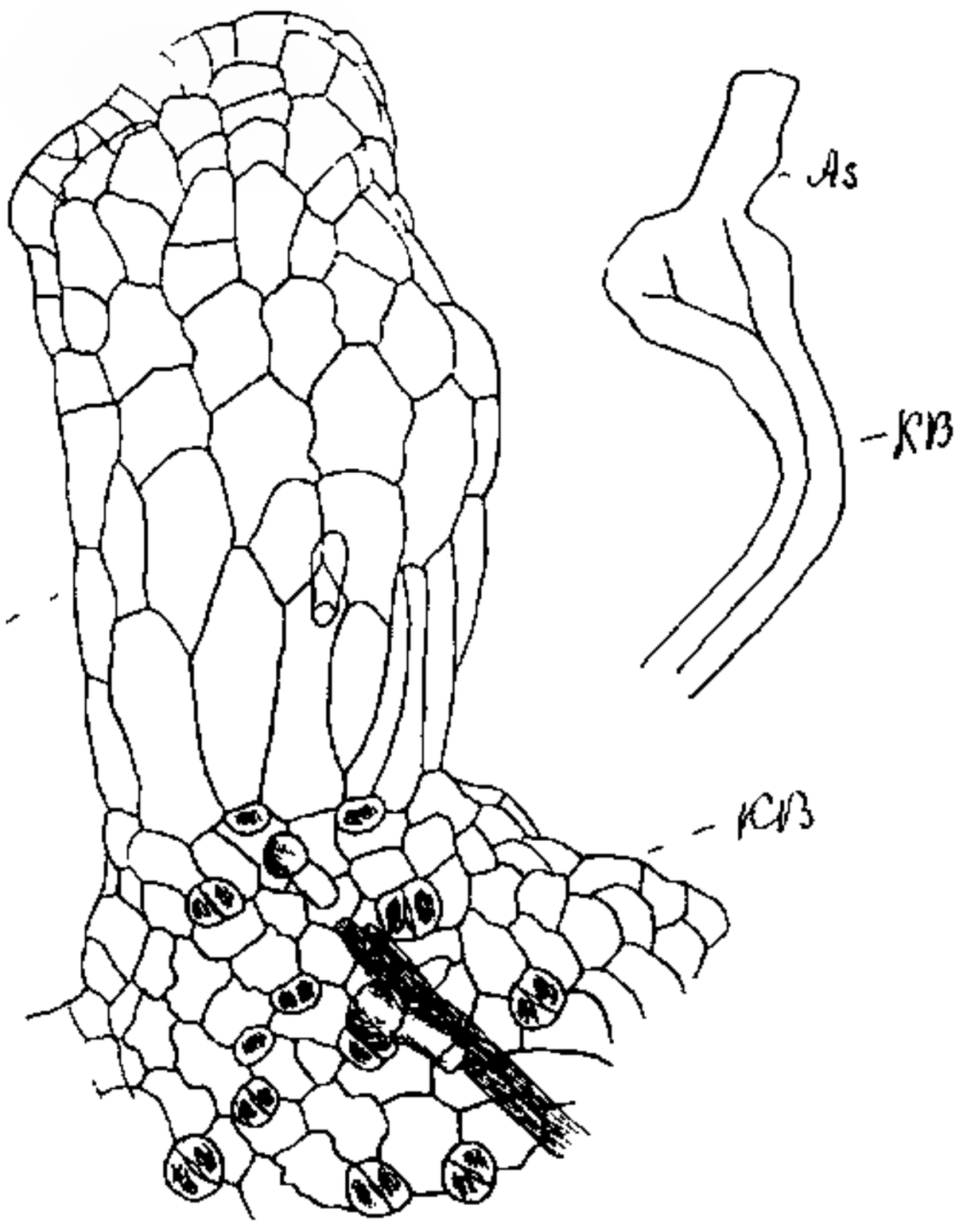


Fig. 68. Pellaea flavens.
KB = Keimblatt; *As* = Auswuchs.

Auch bei Gymnogramme farinifera kehrten die Laminazellen sehr häufig in den Embryonalzustand zurück.

Die abgeschnittenen Blätter einer anderen normalen Art „Notochlaena Marantae“ haben mir nach einigen Monaten folgende Resultate gegeben: einmal wuchs aus dem Stiele des Blattes (Fig. 71) ein neuer beblätterter Sproß mit einer neuen Wurzel; bei einem anderen Präparate (Fig. 72) wuchs die Spitze des Blattes weiter und bildete von einer (auf Figur

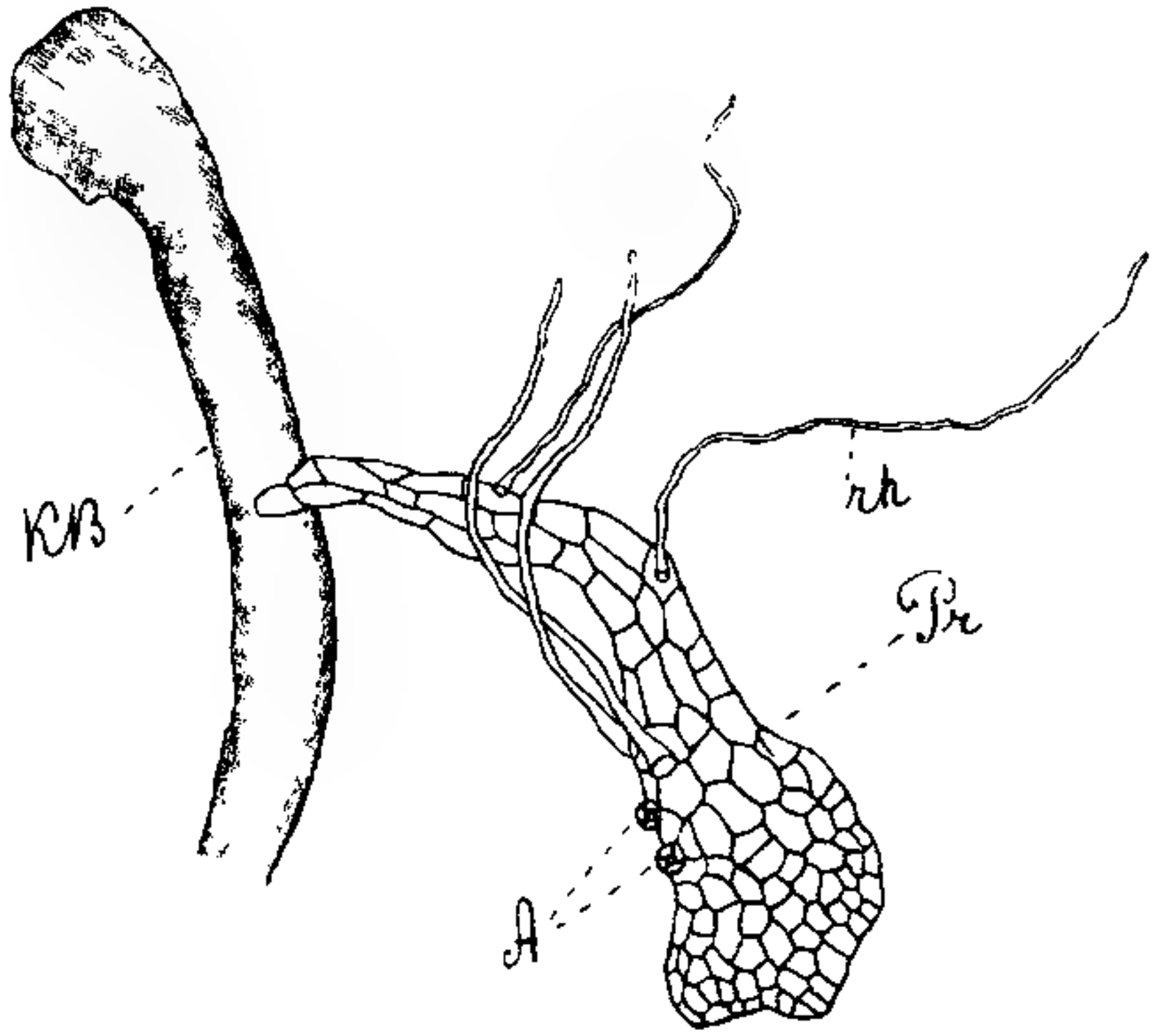


Fig. 69. Gymnogramme farinifera.
KB = Keimblatt; *A* = Antheridien; *Pr* = Prothallium; *rh* = Rhizoide.

rechter) Seite eine Fortsetzung der Blattlamina, von der anderen aber zuerst ein verkümmertes Blatt, oben mit einer kurzen Tracheide, auf welchem dann eine Stammknospe mit einem normalen Blatte und einer Wurzel gebildet wurde. Der Tracheidenstrang gabelt sich von der Spitze des zuerst auf den Boden gelegten Blattes aus; ein Teil wendet sich zur Stammknospe, der andere dem verkümmerten Blatte zu. Aus dem Stiele des früheren Blattes sind an einer Stelle einige Rhizoide gebildet.

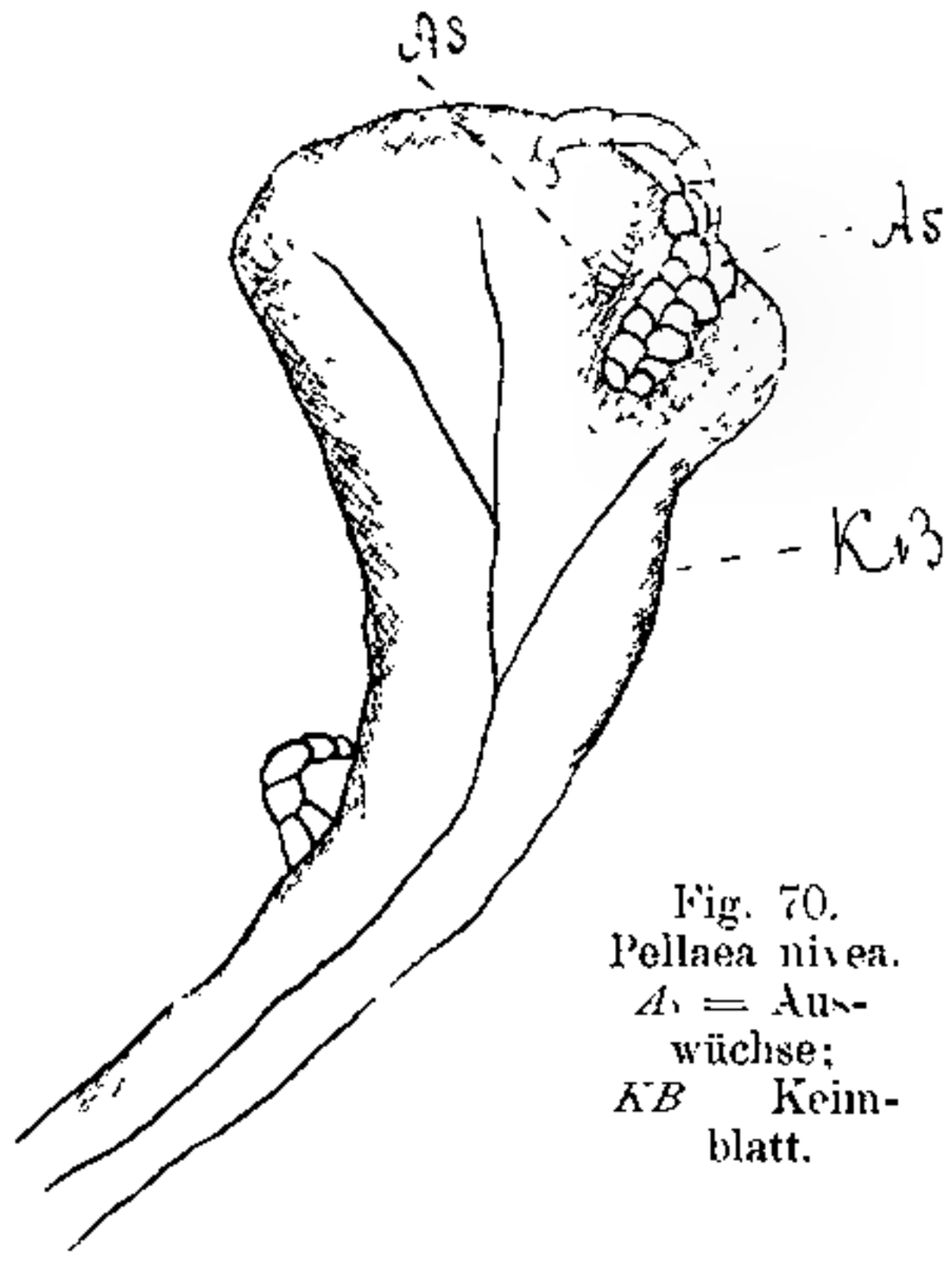
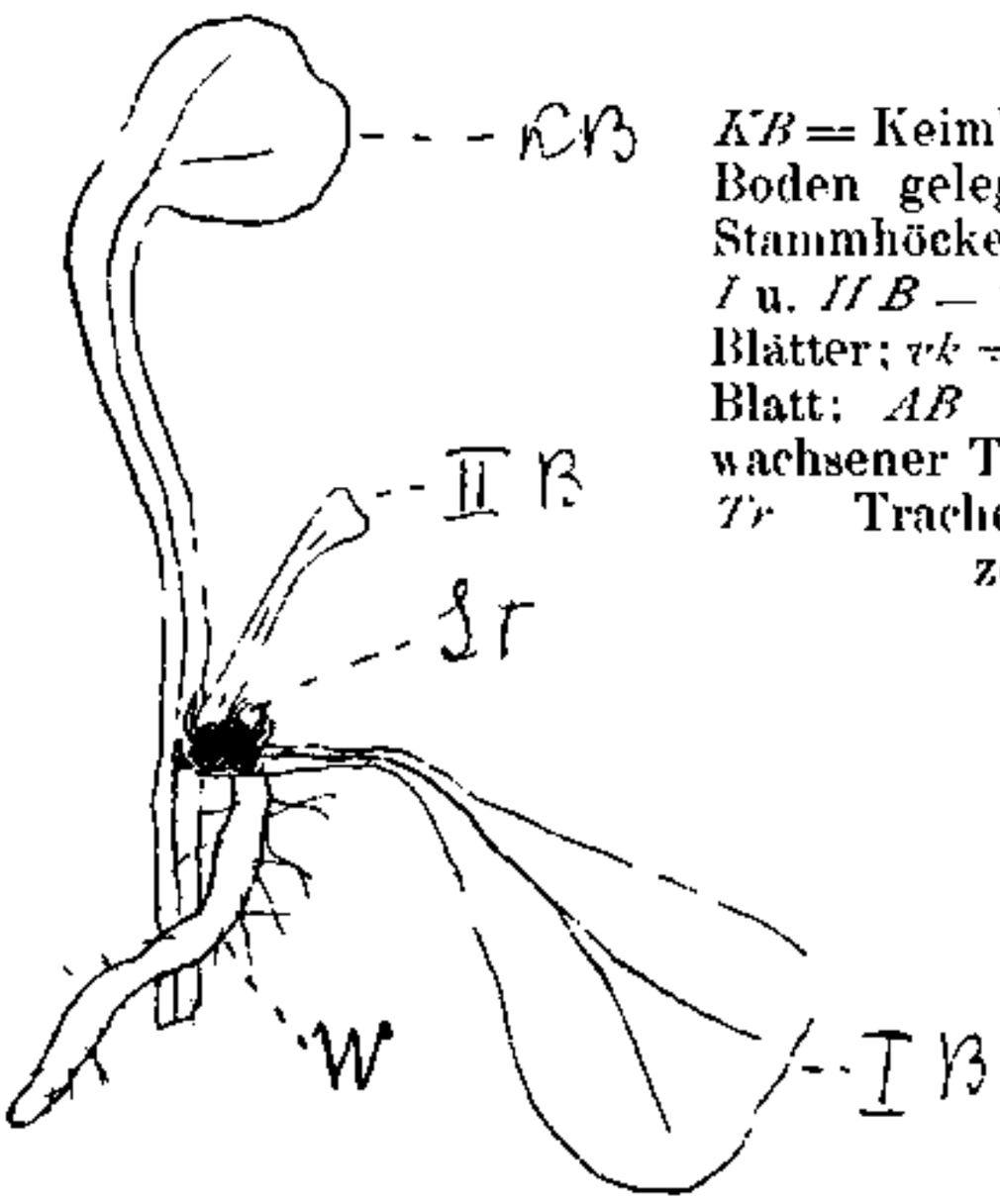


Fig. 70. Pellaea nivea. *As* = Auswüchse; *KB* Keimblatt.

Allgemeine Resultate.

Wenn wir jetzt die Resultate der Untersuchungen zusammenfassen, so ergibt sich folgendes:

Trichomanes Kraussii stellt eine höhere Entwicklungsstufe unter den Trichomanes-Arten dar, denn sein Prothallium besteht hauptsächlich aus Flächen. Die Antheridien sind, nach der Entstehungsfolge ihrer Wände zu schließen, denjenigen der Osmundaceen am ähnlichsten. Sie zeigen keinen bedeutenden Unterschied von den Antheridien von Trichomanes



KB = Keimblatt (das auf d. Boden gelegt war); *St* Stammhöcker; *W* = Wurzel; *I* u. *II B* — neu entstandene Blätter; *vk* = verkummertes Blatt; *AB* später ausgewachsener Teil des Blattes; *Tr* Tracheide; *rh* Rhizoide.

Fig 71. Notochlaena Marantae.

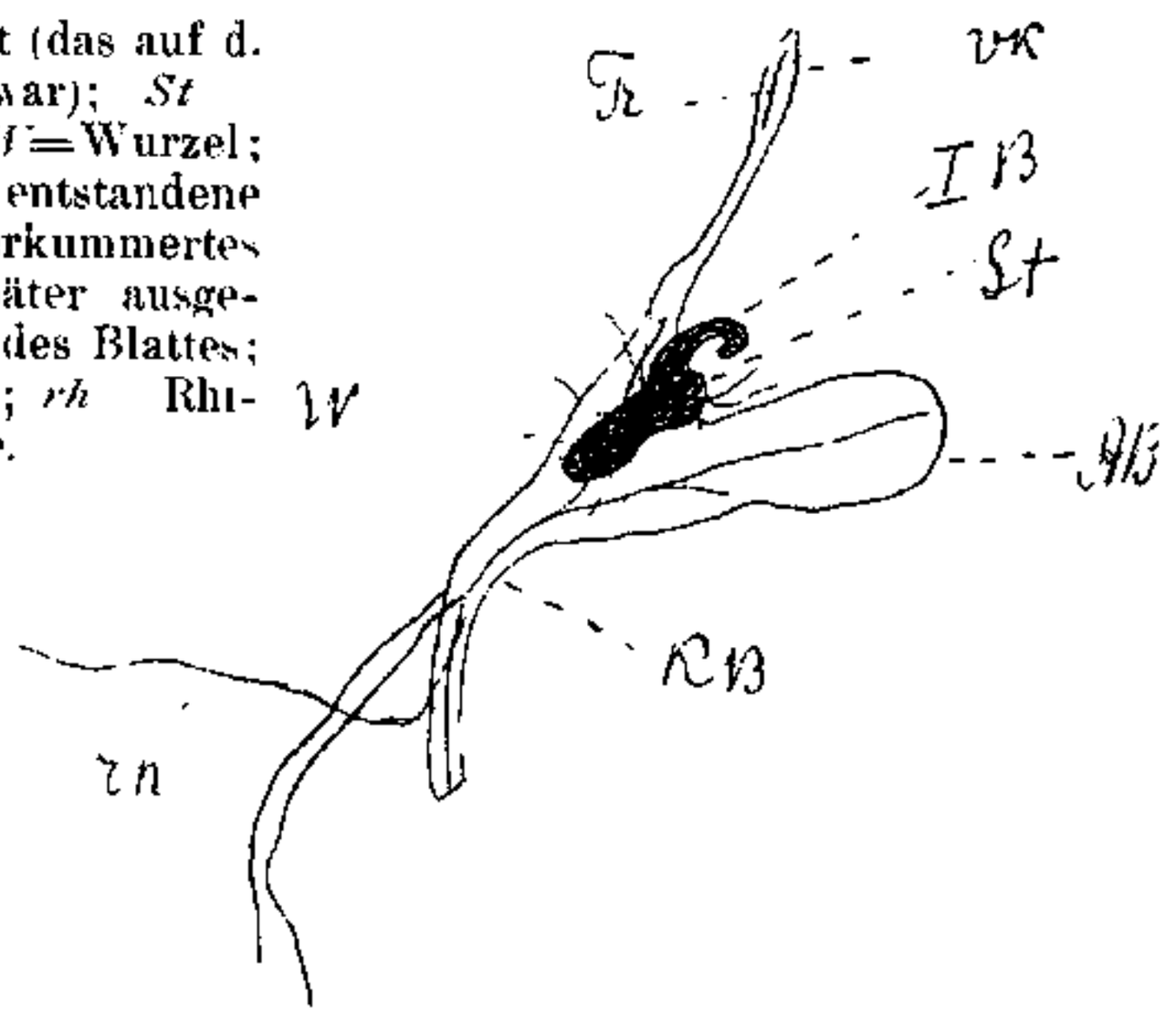


Fig. 72. Notochlaena Marantae.

alatum, die von Bower[1]) beschrieben wurden. Die weiblichen Organe waren überhaupt nicht vorhanden, und in Zusammenhang mit ihrer Abwesenheit und der unvollständigen Entwicklung der Antheridien steht die apogame Entwicklung der Pflanze.

Die primären Glieder der Keimpflanze entstehen an einem dem Archegoniophoren homologen Zellkörper, dessen Zellen in fadenförmige Prothallien, Rhizoiden oder Fäden mit Antheridien auswachsen können. Zuerst entsteht das Blatt und dann, unabhängig von ihm, der Stammvegetationspunkt. Diese unabhängige Entstehung des Blattes und des Stammscheitels, welche sich auch bei allen von mir untersuchten apogamen Pellaea- und Notochlaena-Arten findet, ist derselben Erscheinung bei den Farnen mit Knospenbildung an den Blattspitzen analog, welche genau von Goebel und Kupper[2]) untersucht wurden.

Die Zellen des Zellkörpers, auf welchem zuerst der Blatt- und der Stammscheitel entstanden waren, werden allmählich mit in die Entwicklung hineingezogen und differenziert: es scheint dann, als ob die junge Pflanze unmittelbar aus dem Faden oder der Prothalliumfläche entspringt.

Sporangienbildung wurde von mir nie bei Trichomanes Kraussii beobachtet, die Fälle der Aposporie aber waren sehr zahlreich: es entstanden flächen- und fadenförmige Prothallien aus dem oberen Teile des Blattes, wo die Zellen noch den embryonalen Charakter beibehalten hatten. Ein extremer Fall von Aposporie zeigte sich dort, wo aus den Zellen des Blattes, ohne Vermittelung eines Prothalliums, Antheridien wuchsen, eine Erscheinung, die Herr Prof. Goebel mir gegenüber als Apoprothallie bezeichnete.

Die Ansichten über die phylogenetische Stellung der Hymenophyllaceen sind sehr verschieden: Goebel[3]) meint, daß die Fadenform des Prothalliums, wie sie bei Trichomanes pyxidiferum, Trich. rigidum, Trich. diffusum und Trich. maximum vorhanden ist, eine Urform darstellt. Man findet bei diesen Hymenophyllaceen Mehrschichtigkeit nur bei der Bildung des Archegoniophors, und auch dieser letztere ist aus der Teilung einer Zelle des Fadens entstanden. Die Einfachheit der Gestaltung des Gametophyten hat eine große Ähnlichkeit mit den Bryophyten, z. B. mit Buxbaumia, wo die sexualen Äste modifizierte Pro-

1) Bower, On some Normal and Abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot. 1888, Vol. I.

2) W. Kupper, Über Knospenbildung an Farnblättern. Flora 1906, Bd. 96.

3) Goebel, Morphologische und Biologische Studien (in Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1887) und Archegoniatenstudien. Flora 1892, I, pag. 76.

thalliumfäden sind. Ferner sind die Formen mit entwickelten Prothalliumflächen (Trich. alatum, Trich. sinuosum, Trich. incisum, Trich. Kraussii) sehr leicht von den fadenförmigen Hymenophyllaceen abzuleiten. Darum können hier Antheridien nicht nur als seitliche Verzweigungen des Fadens, sondern auch aus den Randzellen der Fläche selbst sich entwickeln. Die Flächen haben eine Zeitlang eine zweischneidige Scheitelzelle, wie es bei den Prothallien vieler Farne der Fall ist. Hier wird nachher durch perikline Teilung dieser Zellen Randwachstum eintreten. Auch die Tatsache, daß manchmal die Keimpflanzen bei Trich. Kraussii auf der Fläche selbst des Prothalliums entstehen, kann vielleicht für die Annahme von Bedeutung sein, daß dieses den Übergang von der Gattung Trichomanes zu Hymenophyllum bildet. Bei der letzteren Gattung haben die Prothallien noch keine herzförmige Gestalt, bestehen aber aus mehreren Lappen, und die Archegonien sitzen am Rande in Gruppen dort, wo früher das Meristem sich befand. Und von Hymenophyllum wird der Übergang zu den höheren Farnen leicht durch Vittaria und Anagramme vermittelt, bei welch letzteren das Prothallium noch nicht herzförmig ist, das Meristem sich seitlich befindet, hinter welchem sich die Archegoniophoren bilden.

Bower[1]) spricht sich gegen Goebels Meinung aus. Er meint, daß die Form des Prothalliums in diesem Falle nichts für ihre phylogenetische Verwandschaft beweist, vielmehr das Resultat von verschiedenen äußeren Bedingungen sei und so eine im Laufe der Zeit entstandene Anpassung darstellte; die Hymenophyllaceen seien Farne, die sich in Regression befänden, und deshalb könnten die einfachsten Prothallien am spätesten erschienen sein. Aber, worauf Goebel schon hingewiesen hat, es müßten dann viele andere Prothallien, welche unter denselben Bedingungen wie die Hymenophyllaceen leben, dieselbe Gestalt haben, und das ist nicht der Fall. Wir wissen, daß manche xerophile Schizaeaceen (z. B. Schizaea pusilla[2])), welche unter anderen Bedingungen als die Hymenophyllaceen wachsen, fadenförmige Prothallien haben. Bower meint überhaupt nicht, daß man den Gametophyten zur Feststellung der phylogenetischen Verwandschaft benutzen könnte, weil dieser eine degenerierende Generation ist und eine höhere Degradation als der Sporophyt zeigen könnte.

---

1) Bower, On some Normal and Abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes. Ann. of Bot. 1888, Vol. I.

2) Elizabeth G. Britton and Alexandrina Taylor. Life History of Schizaea pusilla. Contributions from the New York botanical Garden 1901, No. 11.

Die fünf anderen von mir untersuchten apogamen Farne — Pellaea nivea, Pellaea flavens, Notochlaena Eckloniana, Notochlaena tenera, Notochlaena sinuata — sind xerophile Formen, und die erste von ihnen ist mit Wachsüberzug und Haaren, alle anderen aber mit Schuppen und Haaren bedeckt. Die Entwicklung von Notochlaena sinuata stimmt mit der von Berggren[1]) bei Notochlaena distans beobachteten überein, d. h. auf dem verkümmerten Blatte entstand zuerst noch ein Blatt und dann erst die Stammscheitelzelle. Nur einmal habe ich gefunden, daß bei Notochlaena sinuata auf dem verkümmerten Blatte zuerst der Stammhöcker, wie bei den anderen Arten, entstand. Wahrscheinlich bestimmt die Qualität der organischen Nährstoffe, ob zuerst eine Blattscheitelzelle oder ein Stammhöcker sich bildet, und zwar scheinen für den Stammhöcker mehr organische Stoffe nötig zu sein als für eine Blattscheitelzelle. Darauf weisen auch die Dunkel- und Sandkulturen hin, bei denen aus dem verkümmerten Blatte wieder ein Blatt wie bei Notochlaena sinuata und Notochlaena distans entstand.

Also, wie wir sehen, entstehen alle Glieder der apogamen Keimpflanzen unabhängig voneinander, ebenso wie bei den normalen Keimpflanzen. Nur hier eilt die Bildung des ersten Blattes voraus, während diejenige der Wurzel verzögert wird.

Die Entwicklung der apogamen Pflanzen bei Notochlaena Eckloniana und Pellaea nivea stimmt vollständig mit der von Pteris Cretica überein, die von de Bary[2]) untersucht wurde, nur bei Pellaea nivea bildet sich oft aus dem apikalen Meristem des Prothalliums ein verkümmertes, dicht mit Chlorophyll gefülltes Blatt, das oft Tracheiden hatte und manchmal auf sich einen beblätterten Sproß entwickelte, oder im anderen Falle erschien der Stammscheitel unter diesem verkümmerten Blatte. Bei Pellaea flavens und Notochlaena tenera war eine solche Entwicklung eine konstante Erscheinung. Manchmal auch bedeckte sich das verkümmerte Blatt mit nur auf dem Sporophyten auftretenden Haaren, und in Sandkulturen hatte ein Exemplar auch Spaltöffnungen an der Basis. Bei Pteris Cretica dagegen bestand das verkümmerte Blatt gewöhnlich nur aus einer Reihe von Zellen ohne Tracheiden, und diese verkümmerten Blätter, ohne sich weiter zu entwickeln, starben ab.

---

1) Berggren, Über die Apogamie des Prothalliums von N. distans. Bot. Zentralbl. 1888. Bd. XXXV.

2) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

Bei den verdunkelten Kulturen von Pellaea flavens entsprangen aus jedem Prothallium gleichzeitig bis zu fünf apogame Blätter: einige davon waren abgestorben, die anderen konnten sich weiter entwickeln und einen beblätterten Sproß bilden. was der Wirkung des Lichtes zuzuschreiben ist, welches in genügender Quantität durch das Papier hindurchdrang. Gewöhnlich war eine Grenze zwischen Blattlamina und Stiel nicht vorhanden: der normale Stiel entwickelte sich überhaupt nicht. Es ist zu bemerken, daß die Zahl der Tracheiden bei den verdunkelten Kulturen auch sehr gering war. Es scheint mir, daß in den Fällen, wo der Stiel sich entwickelte, ziemlich viel Licht durch das von einer Seite abgerissene Papier hindurch gedrungen war. Diese Tatsache zeigt, daß die Bedingungen für die Bildung des Stieles andere als für die Lamina sind, und namentlich scheint die stärkere Bildung der organischen Stoffe die Ausbildung des Stieles und der Tracheiden zu begünstigen. Anstatt auf sich einen beblätterten Sproß zu entwickeln, gingen einige von den verkümmerten Blättern, nach Erreichung einer bestimmten Größe, seitlich oder an der Spitze in ein Prothallium über, welches in einem Falle Antheridien, in vielen anderen apogame Pflanzen erzeugte. Der Übergang von Sporophyten- zu Gametophytenzellen war so allmählich, daß es ganz unmöglich zu entscheiden war, wo eine Generation aufhörte und die andere anfing. Goebel[1], hat solche Prothallien eines in der Natur vorkommenden aposporen Farns, Asplenium dimorphum, besonders kultiviert, aber sie bildeten keine Keimpflanze, und die Sexualorgane schienen etwas abnorm zu sein. Bei Pellaea flavens aber hatten die Pflanzen mit solchen aposporen Prothallien, als sie ans Licht übertragen wurden, apogame Pflanzen aus der Bucht gebildet.

Bei den verdunkelten Kulturen wurde die Wurzel sehr spät angelegt, was wahrscheinlich in Zusammenhang mit der geringeren Assimilationstätigkeit steht.

Die Sandkulturen zeigten in einigen Formen eine Übereinstimmung mit den verdunkelten, weil es ebenfalls Hungerformen waren. Am häufigsten aber waren die Fälle, welche unter den Dunkelkulturen nicht vorkamen, nämlich: zuerst wuchs auf dem Mittellappen noch ein anderes, ebenso verkümmertes Blatt ohne Tracheiden, das aber gewöhnlich nach Entfaltung einiger Blätter ganz normal aussah; erst auf diesem Blatte erschien der Sproß. Dieser Unterschied von den Dunkelkulturen ist wahrscheinlich durch Ernährungsverhältnisse zu erklären, denn un-

1) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimor. Flora 1905, pag. 243, Erg.-Bd.

zweifelhaft waren diese anders als bei den verdunkelten, auf Lehm gepflanzten Kulturen.

Wenn bei den Sandkulturen von Pellaea flavens die junge Pflanze in der Bucht, wie bei den normalen Kulturen, entstanden war, entwickelte sich die Wurzel frühzeitig, und nach einiger Zeit zeichnete sie sich durch ihre Größe aus. Vielleicht steht diese Erscheinung in Zusammenhang mit der kleinen Quantität der Stickstoffsubstanzen im Sande; diese Frage aber bedürfte einer experimentellen Untersuchung.

Die verschiedenen Resultate der Regenerationsversuche, die ich erhalten habe, zeigen uns, wie Goebel[1]) in seiner Arbeit ausgesprochen hat, „daß die Regenerationserscheinungen durch Korrelation bedingt sind" und daß ferner die Qualität der Neubildung von dem Zustand, d. h. im engeren Sinne, von der Quantität und Qualität der vorhandenen Baumaterialien abhängt, in welchen sich der ein Regenerat erzeugende Pflanzenteil befindet.

Der abgeschnittene Mittellappen konnte Neubildungen von verschiedener Art geben. Am häufigsten wurde das Regenerat an der Basis gebildet, was leicht zu verstehen ist, wenn wir uns erinnern, daß in den Blättern der Strom der Nährstoffe von oben nach unten gerichtet ist und darum der untere Teil des Stiels in günstigen Ernährungsverhältnissen sich befindet.

Es kam auch vor, daß die oberen Zellen des Mittellappens weiter wuchsen und einen mehrschichtigen Körper bildeten, dessen Oberflächenzellen tracheidale Holzverdickungen bilden konnten.

Die abgeschnittenen primären Blätter von allen von mir untersuchten apogamen und einigen nicht apogamen Farnen haben analoge Resultate ergeben.

Auch hier konnten die oberen Zellen des Blattes plötzlich oder allmählich in einen mehrschichtigen Auswuchs übergehen: oft waren die Zellen zuerst gewellt und hatten zwischen einander Interzellularräume, welche allmählich verschwanden; die Zellen wurden dann polyedrisch und endlich der Auswuchs einschichtig und prothalliumähnlich. Ein ähnliches Verhalten hat Goebel[2]) bei dem aposporen Asplenium dimorphum beobachtet. Es scheint, daß die Pflanze zuerst einen Versuch gemacht hatte, einen neuen Sproß zu bilden, aber wegen des Mangels an organischen Substanzen nur ein Prothallium hervorbrachte.

Nur bei der nicht apogamen Notochlaena Marantae habe ich an der Spitze des Blattes einen gut entwickelten Sproß erhalten. Dieser

1) Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905

2) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimor. Flora 1905, pag. 243, Ergzbd

Fall fiel in die für das Wachstum der Pflanze besonders günstigen Monate März. April. Mai. und darum wurden möglicherweise viel mehr organische Stoffe gebildet als bei allen früher beschriebenen Blättern. die im Winter gepflanzt wurden. Es war bis jetzt nur bei Isoëtes lacustris das Auftreten von Sprossen an der Stelle. wo normal Sporangien sich bilden. von Goebel[1]) beobachtet worden. Adventivknospenbildung an den abgetrennten Blattspreiten war bis jetzt noch nicht erzielt. dagegen war die Regenerationsfähigkeit der Blattstiele schon früher von Hofmeister. Druery[2]) und Heinricher[3]) bei einigen Farnen beobachtet worden.

Wenn man solche verschiedene Resultate durch Regeneration bekommt. erinnert man sich unwillkürlich an die Worte von Turpin. welche Goebel[4]) in seiner Arbeit anführt: „Alle Zellen einer Pflanze sind äquipotentiell, jede kann unter bestimmten Umständen zu einer ganzen Pflanze herauswachsen."

Wie wir gesehen haben, kann die Aposporie künstlich hervorgerufen werden, sei es bei den verkümmerten Blättern durch Verdunkelung oder bei Übertragung auf Sand. sei es ganz einfach bei den abgeschnittenen Keimblättern der Farne, und wahrscheinlich sind alle Farne, nicht nur apogame, dazu fähig, denn zwei normale Farne — Notochlaena Marantae und Gymnogramme farinifera — haben mir analoge Resultate gegeben (vgl. Goebel, Experimentell-morphol. Mitteilungen. Sitzungsber. der math.-phys. Klasse der Kgl. Bayer. Akad. d. Wissenschaften, 1907, Bd. XXVII, pag. 119).

Die Möglichkeit, auf künstliche Weise Aposporie hervorzurufen, gibt uns zugleich ein Mittel an die Hand, eine Frage von größtem Interesse. nämlich die Chromosomenreduktion auf die Hälfte bei aposporen Prothallien, zu lösen.

Was die Erscheinung der Aposporie anbelangt, so meint Bower[5]). daß sie durch Feuchtigkeit verursacht würde. Da nämlich die Bildung und nachher die Aussaat der Sporen in Zusammenhang mit der Trockenheit stehe, so könne die konstante Feuchtigkeit ihre Bildung hemmen. Und wenn man die Pflanze unter künstlichen Bedingungen kultiviert, wo die Luft immer mit Wasserdampf gesättigt ist, so sei die Bildung

1) Goebel, Über Sproßbildung auf Isoëtesblättern. Bot. Ztg. 1879.
2) Druery, Choice British ferns, London 1880.
3) Heinricher, Berichte der Deutschen bot. Ges. 1900, Bd. XVIII.
4) Goebel, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 1905.
5) Bower, On some Normal and Abnormal Developments of the Oophyte in Trichomanes Ann. of Bot 1888, Vol. I.

der Sporen ohne Nutzen, meint Bower, die Gewebe von Gametophyten und Sporophyten zeigen folglich keine scharfe Grenze und werden allmählich ineinander übergehen. Aber wenn es, wie Bower meint, wäre, sollten die Wasserfarne auch keine Sporen bilden; doch ist, wie bekannt, bei ihnen reichliche Sporenproduktion vorhanden.

Wie meine Experimente mit verdunkelten, Sandkulturen und abgeschnittenen Blättern zeigen, spielt die Feuchtigkeit bei dieser Erscheinung keine Rolle, vielmehr scheint der Mangel an organischem Stoffe dafür verantwortlich zu sein. Schon Goebel, Loew, Fischer und viele andere Forscher haben durch ihre Experimente nachgewiesen, daß Trockenheit und Licht, durch deren Wirkung viele organische Stoffe gebildet werden, die Ausbildung der Blüten bzw. der Makro- und Mikrosporangien begünstigen. So werden wahrscheinlich auch bei den Farnen durch geringere Produktion dieser Nährstoffe die Sporangien und manchmal die Sporophylle selbst nicht zur Entwicklung gelangen.

Man kann also sagen, daß die Sporenbildung in bezug auf Nährmaterial die besten Bedingungen verlangt, weniger gute die vegetative Vermehrung, wie es der Fall mit Notochlaena Marantae zeigt, und wenn am wenigsten organische Stoffe vorhanden sind, tritt Aposporie ein.

Wenn wir uns jetzt der Apogamie zuwenden, so müssen wir sagen, daß ihre Ursache noch nicht erklärt ist. Eins nur ist sicher, nämlich, daß diese Erscheinung in sehr innigem Zusammenhang mit Atrophie und Hypertrophie der Sexualorgane steht und wahrscheinlich, wie Goebel[1]) in seiner Organographie geäußert hat, die Atrophie der Organe der Apogamie vorausgeht.

Man hat früher geglaubt, daß die Apogamie die Folge von Kulturbedingungen sei, denn man hat diese Erscheinung zuerst nur bei den Kulturpflanzen gefunden. Campbell[2]) sagt z. B.: „So far as I am aware (I make this statement with some reserve) all cases of apogamy yet observed have been in cultivated ferns. At any rate, much the larger number of observed cases have been under artificial conditions, either intentional or otherwise."

Durch spätere Forscher aber haben wir eine große Anzahl auch zwischen wildwachsenden Farnen kennen gelernt, die auch apogam sind. Auch die von Goebel gefundene apogame Art Trichomanes Kraussii war ihm aus Dominica gebracht, dann hat er zuerst Apogamie bei Pellaea nivea beobachtet und ich bei meinen Untersuchungen noch bei vier

1) Goebel, Organographie, pag. 431.

2) D. H. Campbell, Antithesis versus homologous alternation. The Amer naturalist, Vol. XXXVII, pag. 162.

anderen hier beschriebenen Arten. Alle diese Arten waren aus ihrer Heimat geschickt oder Herbarmaterial.

Von Trichomanes Kraussii und Asplenium dimorphum sagt Goebel[1]: „Jedenfalls ergibt sich daraus, daß Apogamie und Aposporie nicht auf die abnormen Kulturbedingungen unserer Gewächshäuser zurückzuführen sind, wie man teilweise angenommen hat, ebensowenig wie die „Mutationen", die an Farnblättern in Gestalt von Gabelungen u. dergl. auftreten, wobei das Zutagetreten dieser Formen häufig an das Vorhandensein bestimmter Ernährungsbedingungen gebunden ist". Durch mündliche Mitteilungen hat Herr Prof. Goebel mir seine Meinung geäußert, daß die Apogamie durch Mutation entstanden ist, dann fixiert worden und jetzt sogar vielleicht von systematischer Bedeutung sein kann, indem sie bei nahe verwandten Formen auftritt, wie bei Notochlaena- und Pellaea-Arten. Schon de Bary[2]) hat im Jahre 1878 die Vermutung ausgesprochen, daß die Apogamie „rasch und plötzlich, d. h. mit der Differenzierung einer Varietät, eintreten könnte", und er meint auch, daß die apogamen Formen „in das letzte Stadium ihrer Existenz, in den Beginn allmählichen Aussterbens, getreten seien". Welche Ursachen aber waren es, die das Auftreten der apogamen Sprosse verursachten? Diese Frage ist noch nicht gelöst, aber möglicherweise haben mehrere Faktoren dazu beigetragen. Mir scheint es möglich, daß in einigen Fällen dieser Faktor die Trockenheit war. Die Mehrzahl der apogamen Farne besitzt Antheridien und manche auch Archegonien: daraus können wir schließen, daß früher diese beiden Organe vorhanden waren und erst nachträglich eine von diesen oder beide verloren gegangen sind. Wir wissen auch, daß die Befruchtung bei den Farnen nur in Gegenwart von Wassertröpfchen möglich ist, d. h. eine bestimmte Feuchtigkeit bedarf. Und alle von mir untersuchten apogamen Pellaea- und Nothochlaena-Arten sind Bewohner von tropischen Kalkfelsen, wo die Temperatur ziemlich hoch ist und dieser Boden schon seiner Beschaffenheit nach durch Trockenheit ausgezeichnet ist. Infolge der Unmöglichkeit, befruchtet zu werden, sind die Sexualorgane funktionslos geworden und allmählich atrophiert oder hypertrophiert, und Anhäufung von Nährmaterial, das sonst zur Entwicklung der befruchteten Eizelle verwandt wurde, hat hier die Bildung der apogamen Pflanze veranlaßt.

Vielleicht wird es einmal gelingen, bei ein und derselben Art neben sexual erzeugten Embryonen künstlich apogame hervorzurufen:

1) Goebel, Aposporie bei Asplen. dimor. Flora 1905.

2) De Bary, Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im allgemeinen. Bot. Ztg. 1878.

dann könnten die Ursachen dieser höchst interessanten Erscheinung näher studiert und erklärt werden.

Zusammenfassung.

I. Die Prothallien von Trichomanes Kraussii bestehen aus Fäden und Flächen. Die Archegonien fehlen gänzlich, die Antheridien erreichen nicht die völlige Entwicklung und sind oft „vergrünt", darum ist die Pflanze apogam. Die Keimpflanzen bilden sich entweder auf den Fäden, den Randzellen der Flächen oder aus der Fläche selbst. Zuerst entsteht ein mehrschichtiger Zellkörper, der dem Archegoniophoren homolog ist, und auf ihm bildet sich erst der Blatthöcker, und bald darauf, unabhängig von ihm, eine Stammscheitelzelle. Die Wurzel erscheint sehr spät.

II. Auch zeigt Trichomanes Kraussii die Erscheinung der Aposporie, die ich auch künstlich hervorrufen konnte, indem ich abgeschnittene Blätter auf Lehm kultivierte. Die Aposporie geht manchmal so weit, daß aus den Randzellen des Blattes direkt Antheridien auswachsen können (Apoprothallie).

III. Pellaea nivea, Pellaea tenera, Pellaea flavens, Notochlaena Eckloniana und Notochlaena sinuata sind alle apogam, haben keine Archegonien und letztere Art auch keine Antheridien.

IV. Bei allen entsteht zuerst das Blatt, sei es ein normal entwickeltes, unter der Bucht sich befindendes oder ein verkümmertes, welches durch Herausstreckung des apikalen Meristems des Prothalliums sich bildet. Dann erst entsteht bei den vier zuerst genannten Arten eine Stammscheitelzelle, im ersten Falle zwischen dem Blatte und der Prothalliumfläche, im zweiten unter dem verkümmerten Blatte, in beiden Fällen unabhängig von ihm. Bei Notochlaena sinuata aber entstand noch auf dem verkümmerten Blatte fast immer ein zweites normal entwickeltes Blatt und erst zwischen diesen beiden die Stammscheitelzelle.

Die Wurzel entstand bei den vier ersten Arten nach der Bildung des Stammhöckers, bei Notochlaena sinuata aber noch später.

V. Bei Verdunkelung von Pellaea flavens entsprangen aus einem Prothallium gewöhnlich mehrere apogame Pflanzen bzw. Blätter, die verschiedene Stufen der Entwicklung zeigten und sogar auf einen Faden reduziert sein konnten.

VI. Die verdunkelten Kulturen von Pellaea flavens zeigten in den häufigsten Fällen dieselbe Erscheinung wie Notochlaena sinuata unter normalen Bedingungen, d. h. auf dem verkümmerten Blatte bildete sich immer hoch oben zuerst ein Blatthöcker und dann erst zwischen ihm

und dem verkümmerten Blatte die Stammscheitelzelle. Die Wurzel bildete sich ebenfalls sehr spät.

VII. Der Stiel bei den verdunkelten Kulturen war sehr wenig differenziert, die Tracheiden schlecht entwickelt, wie auch überhaupt bei allen diesen verkümmerten Blättern.

VIII. Bei längerer Verdunkelung erschien Aposporie, d. h. das verkümmerte Blatt wuchs seitlich oder an der Spitze in ein Prothallium aus. Dieses konnte Antheridien oder neue apogame Pflanzen tragen. Die Zellen von beiden Generationen gingen ganz allmählich ineinander über, und eine Grenze zwischen diesen beiden war unmöglich zu ziehen.

IX. Bei den Sandkulturen von Pellaea flavens wurde auch der beblätterte Sproß aus der Bucht auf das verkümmerte Blatt transportiert. Es wuchs aus diesem verkümmerten Blatt ein neues, ebenso verkümmertes, und auf ihm entstand erst die Sproßvegetation. Auch zeigten die Sandkulturen Aposporie, und ebenso bei ihnen, obwohl selten, entstanden aus einem Prothallium mehrere apogame Pflanzen.

X. Die Resultate der Regenerationsversuche waren folgende:

a) Beim Herausschneiden des Mittellappens bzw. des verkümmerten Blattes aus der Bucht wuchs das Prothallium an dieser Stelle nicht weiter, sondern auf seinen Lappen entstanden zwei neue apogame Pflanzen bzw. verkümmerte Blätter.

b) Wenn der Mittellappen abgeschnitten und auf den Boden gelegt war, so entwickelte er sich selbst nicht weiter, sondern auf ihm konnten verschiedene Neubildungen eintreten. Bald wuchs er an der Spitze weiter und ergab einen mehrschichtigen Auswuchs, der in einschichtiges Prothallium allmählich übergehen konnte. In seinen Oberflächenzellen konnten sich Tracheiden entwickeln. Oft auch bildete der Mittellappen seitlich ein Prothallium. Am häufigsten aber entwickelte sich auf ihm ein beblätterter Sproß.

c) Die abgeschnittenen Keimblätter von apogamen und normalen Farnen haben analoge Resultate ergeben. Die auf aposporem Wege gebildeten Prothallien konnten Antheridien tragen. In anderen Fällen entwickelte sich aus der Spitze des Blattes ein beblätterter Sproß oder ein Büschel von Rhizoiden. Es konnten auch die Oberflächenzellen des Blattes in den embryonalen Zustand zurückkehren und weiter wachsen.

Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten.

Von **Helene Ritzerow.**

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Seitdem die Tatsache der Kleistogamie bekannt wurde, ist diese ein Gegenstand eifriger Forschung, die Ursache ihres Entstehens und ihre Bedeutung für die Pflanze eine vielumstrittene Frage gewesen. Die Blütenbiologen Müller[1]), Kirchner[2]), Knuth[3]) und Ludwig[4]) machten teleologische Erklärungsversuche: sie meinten, in dem Mangel an Bestäubungsvermittlern oder dem spärlichen Samenansatz der chasmogamen Form eine Erklärung für das Auftreten der Kleistogamie zu finden. Diese Anschauungen erhielten eine weitere Stütze durch Darwin[5]), der behauptete, es seien in der kleistogamen Blüte bestimmte Abweichungen von der chasmogamen Form vorhanden, welche Anpassungserscheinungen an die Befruchtung innerhalb der Blüte darstellten. Im Gegensatz zu diesen Forschern zeigte Goebel[6]) darauf in seiner im Jahre 1905 erschienenen Abhandlung „Über kleistogame Blüten und die Anpassungstheorien" einerseits, daß die Kleistogamie eine Folge von ungünstigen Ernährungsverhältnissen sei, andrerseits, daß in morphologischer Beziehung keine Anpassungserscheinungen vorlägen; die kleistogamen Blüten seien vielmehr Hemmungsbildungen, welche sich insofern von den gewöhnlich so benannten Erscheinungen unterschieden, daß sich die Hemmung hauptsächlich auf die von Sachs als „morphologisch" bezeichnete Periode erstreckte, die Reifungsperiode dagegen nicht betroffen würde.

Nach dem Erscheinen von Goebels Abhandlung sind noch mehrere dieselbe Frage behandelnde Untersuchungen veröffentlicht worden, z. B. von W. Burck[7]) und E. Loew[8]). Während ersterer, im Gegensatz zu Goebel, meint, die kleistogamen Blüten seien durchaus nicht immer

---

1) Hermann Müller, Das Variieren der Größe gefärbter Blütenteile. Kosmos I, pag. 136 u. 137 (Okt. 1877).

2) Kirchner, Flora von Stuttgart 1888, pag. 318.

3) Knuth, Blütenbiologie (I, pag. 66).

4) Ludwig, Biologie der Pflanzen, pag. 514. Bot. Ztg. 1878, pag. 739.

5) Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art.

6) Goebel, Biol. Zentralbl., Bd. XXIV, Nr. 21, 22, 23 u. 24.

7) Burck, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Recueil des Travaux Botaniques Neerlandais 1905. Vol. II, Livraisons 1—2.

8) C. Loew, Bemerkungen zu Burk, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Biol. Zentralbl. XXVI, Jahrg. 1906, pag. 129

Hemmungsbildungen, außerdem sei die Kleistogamie bei den „habituell kleistogamen" Pflanzen, denjenigen, bei denen die anormalen Blüten regelmäßig jedes Jahr auftreten, erblich fixiert und durch „Mutation" entstanden, schließt sich letzterer Goebels Ansichten an. Auf einige Beweise, die Burck zur Begründung seiner gegen die Theorie der Hemmungsbildungen geäußerten Bedenken anführt, werde ich in vorliegender Arbeit noch zurückkommen. In bezug auf die Vererbungsfrage soll nur noch erwähnt werden, daß die auch von Correns[1]) vertretene Annahme Burcks von vielfach erblich fixierten, vielleicht durch „Mutation" entstandenen, rein kleistogamen Rassen mir keineswegs im Gegensatz zu den von Goebel bewiesenen Tatsachen zu stehen scheint. Aus meinen eigenen Beobachtungen ging überall der direkte Einfluß der Ernährungsverhältnisse auf die Kleistogamie klar hervor. Daneben ist aber nicht zu verkennen, daß die einzelnen Arten unter ziemlich gleichen Bedingungen sehr verschieden prädisponiert zur Kleistogamie erscheinen. Daß einzelne Rassen die Fähigkeit zur Hervorbringung chasmogamer Blüten ganz verloren haben, ist also durchaus nicht unwahrscheinlich und scheint sich vielleicht aus einigen später zu erwähnenden Beispielen zu ergeben. Goebel[2]) weist übrigens selbst darauf hin, es könnten möglicherweise aus dem Samen kleistogamer Blüten konstante Rassen erzielt werden, und zieht neben äußeren Bedingungen als Ursache der Kleistogamie die „innere Konstitution" der Pflanze in Betracht, die vielleicht, nach den von Darwin vertretenen Ansichten, durch kontinuierliche Autogamie der Vorfahren geschwächt worden sei.

Vorliegende Untersuchungen sind auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Professor Goebel ausgeführt worden, dem ich für seine freundliche, bereitwillige Hilfe und das mir zur Verfügung gestellte Material meinen herzlichen Dank sage. Auch den übrigen Herren, denen ich Material verdanke, wie Herrn Professor Strasburger, Herrn Gymnasiallehrer Brandt, Herrn Dr. Roß und Herrn A. Gage, spreche ich hiermit meinen besten Dank aus.

Zweck dieser Arbeit war, einerseits den Bau der kleistogamen Blüten bei den einzelnen Familien zu untersuchen und durch Vergleich mit der chasmogamen Form die Frage der Hemmungsbildung zu prüfen, andererseits die Befruchtungsvorgänge bei den kleistogamen Blüten

1) Correns, Ein Vererbungsversuch mit Dimorphoteca pluvialis. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1906, pag. 173, Anmerkung

2) Goebel, Chasmogame und kleistogame Blüten bei Viola. Flora 1905. Ergänzungsband, pag. 234.

näher zu verfolgen. In betreff der letztgenannten Aufgabe möchte ich noch einige Literaturangaben machen.

In der ersten Zeit, als das Vorhandensein der anormalen, später kleistogam benannten Blüten bekannt wurde, glaubte man, diese entwickelten Samen ohne voraufgehende Befruchtung. Überhaupt zog man die Anwesenheit von Staubblättern und Pollenkörnern in Frage. Noch zur Zeit Linnés bezweifelte man die Sexualität dieser Blüten, bis dieser bei mehreren der in Betracht kommenden Arten, z. B. bei Anandria, Viola, Specularia, Ruellia, das Vorhandensein von Staubgefäßen mit Sicherheit nachwies[1]). In einer Besprechung von Goebels Arbeit in Englers Jahrbüchern[2]) wird nun auf die Möglichkeit hingewiesen, daß trotz des vorhandenen Pollens bei den kleistogamen Blüten Parthenogenesis oder Nucellarembryonie vorliegen könnte: deshalb wurden die näheren Befruchtungsvorgänge von Viola-Arten und einigen anderen Spezies untersucht.

Ich werde nun die Ergebnisse meiner Arbeit nacheinander an den einzelnen Pflanzen schildern, und zwar in der Weise, daß ich bei denjenigen, die mir lebend zur Verfügung standen, die physiologischen Beobachtungen, welche ich machen konnte, zuerst beschreibe, darauf die Struktur der kleistogamen Blüten schildere, indem ich die chasmogame Form zum Vergleich heranziehe, und zuletzt ein Bild der Befruchtungsvorgänge gebe bei denjenigen kleistogamen Blüten, die ich daraufhin untersuchte.

A. Monokotyle Pflanzen.

Gramineen.

Eine ausführliche Beschreibung der Kleistogamie bei Gräsern findet sich in einer kürzlich erschienenen Arbeit von E. Hackel[3]). Da einige Punkte, z. B. die Zahl der Pollensäcke in den Antheren, die Art und Weise, wie die Pollenkörner auf die Narben gelangen, u. a. nicht berücksichtigt worden sind, habe ich an der Hand von Herbarmaterial bei einigen Arten eine Nachuntersuchung vorgenommen.

1. Festuca myurus und Festuca microstachys. Von Festuca myurus hatte ich nur die kleistogame Form zur Verfügung. Diese hat ein Staubblatt und zwar bleibt das median stehende allein übrig, wie es Eichler[4]) als

1) Siehe die Angaben von Mohl, Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Ztg. 1863, pag. 309.

2) Englers bot. Jahrbücher 34, Literaturbericht pag. 77.

3) Hackel, Über Kleistogamie bei Gräsern. Österreichische bot Zeitschrift, Jahrg. 1906, No. 3, 4, 5 u. 6.

4) Eichler, Blütendiagramme I, pag. 125 u. 126.

Regel für die monandrischen Gramineenblüten angibt. Die Anthere ist mit vier Pollensäcken versehen, von denen die beiden vorderen schwächer entwickelt sind als die hinteren. Sie besitzt ein Endothecium und öffnet sich normal. Einmal fand ich auch zwei Staubblätter, doch oft scheinen die beiden seitlichen vollkommen abortiert zu sein. Auch die chasmogame Blüte dieser Art soll monandrisch sein. Hackel gibt folgende Größenverhältnisse an: Die Anthere der kleistogamen Blüte ist 0,5 mm lang, die Lodiculae 0,2 mm.

Festuca microstachys wird von Hackel als dimorph bezeichnet, d. h. es sollen zwei streng geschiedene, wahrscheinlich samenbeständige Rassen existieren, von denen die kleistogame nur ein Staubblatt, die chasmogame drei hat. Ich fand dagegen an dem mir zur Verfügung stehenden Material, von Eastern Oregon stammend, nur kleistogame Blüten mit drei Antheren; davon war die median stehende am besten entwickelt, die beiden anderen sehr reduziert, was ja mit der vorher erwähnten Reduktionserscheinung anderer Gramineen übereinstimmt. Alle Antheren haben nur zwei Pollensäcke, und, da die Öffnung nach innen zu erfolgt, so fehlen wahrscheinlich die vorderen, wie es nach den bei Festuca myurus beschriebenen Größenverhältnissen der Pollensäcke zu erwarten war. Bei der großen wie bei den kleinen Antheren ist ein gut entwickeltes Endothecium vorhanden. In einer kleinen Anthere war ein Pollenfach schon geöffnet, und innerhalb desselben fanden sich Pollenkörner, die Schläuche trieben. Die median stehende Anthere hing stets an den Narbenästen, doch auch von den beiden kleinen war oft die eine oder die andere mit der Narbe verflochten. Ein Vergleich der Pollenkörnerzahl ergab für die große Anthere in je einem Falle 16 Körner, für die kleinen dagegen in einem Falle nur vier, eine Reduktion, wie sie in ähnlicher Weise von Goebel[1]) bei Cardamine chenopodifolia beschrieben wurde. Die Antheren der chasmogamen Form sollen nach Hackels Angaben 2–2,5 mm lang sein. Eine Messung der kleistogamen Blüten führte zu folgenden Resultaten: Länge der großen Anthere = 0,4 mm, der kleinen Anthere = 0,325 mm, der Narben = 0,6 mm. In der Größe der Pollenkörner stimmten große wie kleine Antheren überein.

Ob die von Hackel und mir gefundenen drei verschiedenen Formen wirklich streng gesonderte Rassen darstellen, ist an der Hand von Herbarmaterial nicht zu entscheiden. Wie unsicher solche Schlüsse sind, zeigen die Untersuchungen an Aristida-Arten, die Hackel als

1) Goebel, Über kleistogame Bluten und die Anpassungstheorien, pag. 747.

rein kleistogam angibt, während ich an der Spitze der Infloreszenzen von Aristida gracilis chasmogame Blüten fand, oft dicht daneben und tiefer Übergangsformen nebst kleistogamen Blüten.

2. Aristida gracilis und Aristida basirimea. Die erwähnten chasmogamen Blüten von Aristida gracilis wurden an beiden mir zu Gebote stehenden Exemplaren gefunden, von denen das eine von Schimper, das andere von Asa Gray stammte. Das Öffnen schien freilich nur ein teilweises zu sein; ich fand meistens nur einen Teil der Narben und eine der großen Antheren aus den Spelzen hervortretend. Alle möglichen Übergangsformen sind vorhanden, oft Blüten mit drei ziemlich gleich großen Staubfäden, oft mit einer größeren und zwei sehr reduzierten Antheren, manchmal auch waren die letzteren ganz verkümmert. Die Antheren der chasmogamen Blüten wie die normal entwickelte, median stehende der kleistogamen Form haben vier Pollensäcke. Das Endothecium ist gut ausgebildet; die Antheren öffnen sich, und die Narbenäste liegen über der seitlichen Spalte ausgebreitet (Fig. 1). Die Pollenkörner treiben an den Narbenpapillen hängend ihre Schläuche; innerhalb der Antheren gekeimte Körner wurden nicht beobachtet. Die Größenunterschiede beider Formen sind bedeutend:

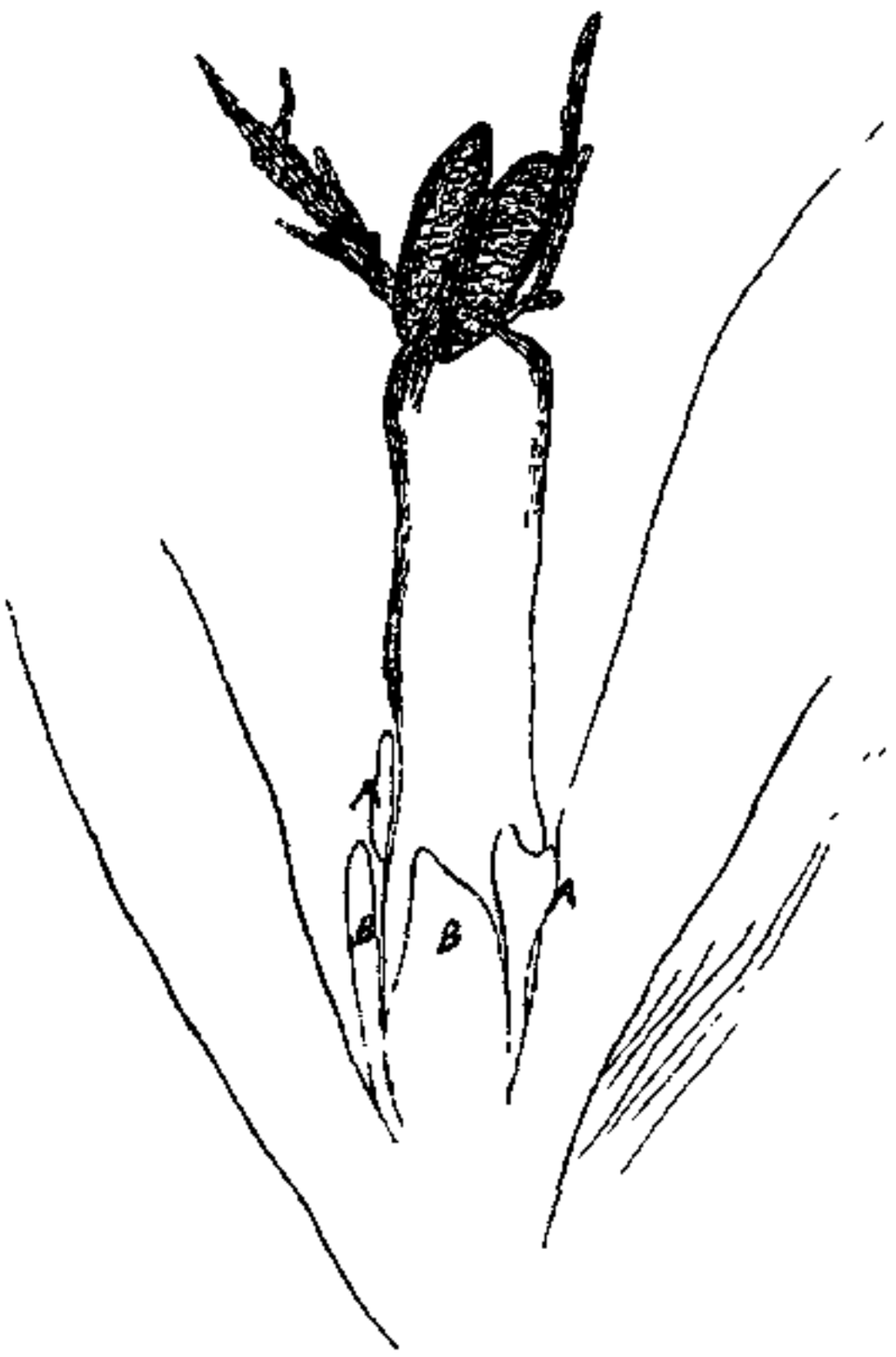


Fig 1. Aristida gracilis. Freigelegter Fruchtknoten mit Antheren. *A* rudimentäre Antheren; *B* Lodiculae. Die entwickelte Anthere ist mit der Narbe verbunden.

	Chasmogame Blüte.	Kleistogame Blüte.
Länge der Antheren	= 1,98 mm	= 0,4 mm
Länge der Narben	= 0,95 mm	= 0,45 mm
Durchmesser der Pollenkörner	= 25—30 μ	= 20 μ

Zu erwähnen ist noch, daß die nach Hackel fehlenden Lodiculae in Form von dünnen laubblattartigen Lamellen gefunden wurden.

Von Aristida gracilis hatte ich nur kleistogame Blüten zur Verfügung. Auch die Gipfelblüten mit schon ziemlich weit entwickelter Frucht hatten innerhalb der geschlossenen Spelzen eine an den Narben

festsitzende Anthere, doch sind oft im Gegensatz zu Hackels Angabe die anderen beiden Antheren als Rudimente vorhanden. Die Anthere besitzt ein Endothecium und öffnet sich. Die vorderen Pollensäcke sind auch hier die kleineren. In den kleinen Pollenfächern fand ich 8 und 12 Körner, in den größeren 16 und 23.

3. Amphicarpum Purshii. Die an den unteren Ausläufern sitzenden kleistogamen Blüten haben drei Antheren mit nur zwei Pollensäcken. Diese scheinen sich nach innen zu öffnen und haben ein gut entwickeltes Endothecium. Ob das Fehlen der anderen beiden konstant ist, kann nicht mit Sicherheit angegeben werden, da mir nur eine Blüte zur Verfügung stand. Die Blüten der Gipfelrispe sind von Hackel als chasmogam beschrieben worden; auch sollen sie nach Asa Gray und anderen Angaben keine Frucht ansetzen; ich fand dagegen in noch geschlossenen Gipfelblüten geöffnete Antheren, welche die Narben umschlossen, auf diesen gekeimte Pollenkörner. Also kommen auch hier Übergangsformen vor. Daneben waren Blüten vorhanden, denen die Antheren fehlten, die sich also wahrscheinlich geöffnet hatten. Gut entwickelte Früchte wurden auch bei dem mir vorliegenden Material nicht gefunden, was um so überraschender ist, da die Pollenkörner Schläuche getrieben hatten. Es ist aber möglich, daß die Blüten noch zu jung waren. Die Antheren der Gipfelblüten haben vier Pollensäcke. Die Narben sind ungefähr $2-2^1/_2$ mal so lang als die der unteren kleistogamen Blüten.

4. Sporobolus vaginiflorus und Sporobolus minor. Hackel unterscheidet zwei Formen von Sporobolus vaginiflorus: eine rein kleistogame, bei der auch die Gipfelrispen zum Teil oder ganz in der obersten Scheide eingeschlossen sind, und eine viel seltenere chasmogam-kleistogame, bei welcher die Gipfelrispen 1—2 cm von der obersten Scheide entfernt sein sollen. Fast alle Exemplare im Münchener Herbarium zeigen die Gipfelrispen teilweise oder ganz aus der Scheide hervorragend. Die strenge Sonderung in eine kleistogame und eine chasmogam-kleistogame Form scheint mir auch hier unwahrscheinlich. Die „rein kleistogame" Form ist wahrscheinlich gesammelt worden, als die chasmogamen Blüten noch nicht entwickelt waren. Die aus den geschlossenen Scheiden stammenden Exemplare der Seitenrispen hatten schon weitentwickelte Früchte: drei stark reduzierte Antheren mit nur zwei Pollensäcken sind vorhanden: diese öffnen sich und befestigen sich mit ihren innerhalb der Anthere getriebenen Schläuchen an die Narben (Fig. 2). Das Endothecium ist nur schwach entwickelt. Die Zahl der Pollenkörner ist sehr reduziert, ähnlich wie bei Festuca. Die

aus der Scheide hervorragenden Gipfelblüten sind teilweise Übergangsbildungen, teilweise sind sie chasmogam. Diese Übergangsblüten haben etwas größere Antheren als die unteren Blüten, doch ebenfalls nur zwei Pollensäcke. Bei den Antheren der chasmogamen Blüte mit vier Pollensäcken ist eins der vorderen Fächer viel kleiner als die übrigen. Also trifft die Reduktion auch hier die vordere Seite. Die Antheren der chasmogamen Form sind ungefähr sechsmal so lang wie die der kleistogamen. Die Griffellänge der ersteren beträgt 1,10 mm; die der letzteren 0,35 mm. Der Durchmesser der Pollenkörner beträgt für die chasmogame Form 32—40 μ, für die kleistogame 25--39 μ.

Sporobolus minor, eine von Hackel nicht beschriebene Art, unterscheidet sich wenig von der erwähnten. Die Antheren sind etwas kleiner als bei Sporobolus vaginiflorus, auch fand ich an dem einzigen vorhandenen Exemplare keine chasmogamen Blüten.

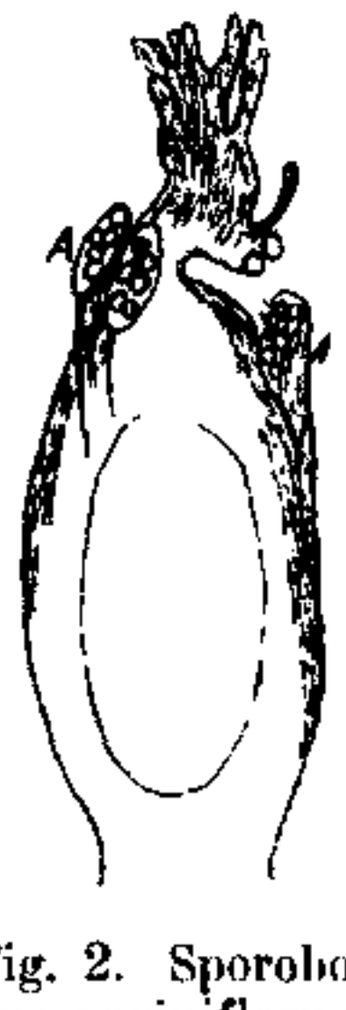


Fig. 2. Sporobolus vaginiflorus. Kleistogame freipräparierte Blute. Die Pollenkörner treiben innerhalb der geöffneten Antheren Schläuche. *A* Antheren.

5. Triodia decumbens. Die kleistogamen Blüten haben drei Staubblätter; die mit zwei Pollensäcken versehenen Antheren öffnen sich und haben ein gut entwickeltes Endothecium. Hackel, der auch die chasmogame Form beschreibt, gibt folgende Größenunterschiede an: Die Antheren der kleistogamen Form sind 0,2—0,3 mm lang, die der chasmogamen 2 mm. Die Lodiculae der ersteren 0,2 mm, die der letzteren über 1 mm.

Was die Verteilung der kleistogamen und chasmogamen Blüten bei den Gramineen anbetrifft, so zeigte sich bei Sporobolus, daß letztere den Gipfel der Hauptachse einnehmen, erstere an den Seitenachsen inseriert sind; bei Aristida befinden sich die chasmogamen Blüten an der Spitze, die kleistogamen weiter nach unten, bei Amphicarpum sitzen die letzteren an besonderen Ausläufern in der unteren Region der Pflanze, alles Tatsachen, die bei den kleistogam blühenden Pflanzen häufig wiederkehren und welche an die später zu besprechenden Erscheinungen bei Specularia, Collomia und anderen Arten erinnern.

Die Reduktion der kleistogamen Gramineenblüten erstreckt sich also in allen Fällen auf die Zahl der Antheren, der Pollensäcke und der Pollenkörner, außerdem auf die Länge der Antheren, der Narben und der Lodiculae und auf die Größe der Pollenkörner. Abweichende Bildungen, die nicht als Hemmungserscheinungen zu erklären waren, wurden in keinem Falle gefunden.

Juncaceen.

Juncus bufonius. Die Kleistogamie von Juncus bufonius wurde zuerst von Batalin[1]) beschrieben, welcher angibt, in Rußland nur geschlossene Blüten beobachtet zu haben. Von Ascherson[2]) wurden im Gegensatz zu diesen Angaben Übergangsformen, d. h. halbgeöffnete Blüten und chasmogame, sternförmig ausgebreitete gefunden. Das Vorhandensein chasmogamer Blüten wurde von Buchenau[3]) bestätigt. Ob hier wirklich, wie Burck annimmt, verschiedene erblich fixierte Rassen vorliegen, bedarf noch einer näheren Untersuchung. Batalin gibt Dreimännigkeit der kleistogamen Blüten an, und zwar sind die drei vorhandenen Staubfänden den äußeren Perigonblättern supponiert. Daß das Verschwinden der drei inneren Staubblätter auch sonst bei Juncaceen vorkommt, wird von Buchenau[4]) erwähnt: „In einigen Untergattungen zeigt sich Neigung zum Schwinden des inneren Staminalkreises, bei einzelnen Arten sind die inneren Staubblätter völlig geschwunden, bei anderen sind sie bald vorhanden, bald fehlen ein, zwei oder alle drei." Die Zahlenverhältnisse bei Juncus bufonius schwanken übrigens bedeutend. Ascherson fand geöffnete Blüten mit fünf, vier, selbst drei Staubblättern, und Buchenau[5]) beobachtete Dimerie bei dieser Art. Meine Beobachtungen wurden spät im Herbst angestellt, und so fand ich keine sternförmig geöffneten Formen mehr. Meistens hatten die Blüten drei Antheren, doch auch fünf und vier Staubfäden wurden gefunden. Ein Endothecium war stets vorhanden; die Antheren haben vier Pollensäcke und öffnen sich in den meisten Fällen.

Fig. 3. Juncus bufonius. Kleistogame Blüte nach Fortnahme des Perigons. *A* Antheren; *N* Narben.

1) Batalin, Die Selbstbestäubung bei Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1871, pag. 388.

2) Ascherson, Über die Bestäubung bei Juncus bufonius. Bot. Ztg. 1871, pag. 551.

3) Buchenau, Noch einige Beobachtungen uber die Bestäubung von Juncus bufonius L. Bot. Ztg. 1871, pag. 845.

4) Buchenau, Monographie der Juncaceen. Englers Bot. Jahrbücher 1890, Bd. XII, pag. 28.

5) Buchenau, Über die Dimerie bei Juncus. Kleine Beiträge zur Naturg. der Juncaceen in Abh. des Naturw. Vereins zu Bremen 1871, II, pag. 370

Die Pollentetraden keimen innerhalb der Fächer und treiben Schläuche durch die Öffnung auf die zu einem dichten Gewebe verflochtenen, langen fadenförmigen Narbenpapillen (Fig. 3). Wahrscheinlich kommt auch ein Durchwachsen der Schläuche durch die dünne Wandschicht der normalen Öffnungsstelle und am Scheitel vor.

Pontederiaceen.

Heteranthera arten. Da mir leider kein Material dieser Pflanzen zur Verfügung stand, sollen nur einige hierher gehörige Literaturangaben gemacht werden. Burck[1]) nennt Heteranthera arten neben Commelina bengalensis und Amphicarpaea monoica als Beweise seiner Behauptung, daß die kleistogamen Blüten nicht in jeder Beziehung durch Ernährungsverhältnisse bedingte Hemmungsbildungen der chasmogamen seien. Er sagt von ihnen: „Auch unter denjenigen Pflanzen, deren kleistogame Blüten viel kleiner sind als die chasmogamen, gibt es solche, die gewiß für ihre ganze Entwicklung mehr Nahrung bedürfen als die anderen: bei Heteranthera spicata ist die kleistogame Frucht um die Hälfte größer als die chasmogame, und bei Heteranthera Potamogeton Solms und Heteranthera Kotschyana Fenzl ist nach Solms die kleistogame Frucht kolossal, mehr als zweimal so groß als die der anderen Arten und mit einer großen Zahl Samen." Solms Laubach[2]) sagt nun folgendes über Heteranthera Potamogeton und Heteranthera Kotschyana Fenzl: „Es kommen hier zweierlei verschiedene Arten von Inflorescenzen vor. Einmal Ähren denen anderer Arten ähnlich und oberwärts mit normalen, unten mit kleistogamen Blüten besetzt, deren bei Heteranthera Kotschyana Fenzl nur eine, bei Heteranthera Potamogeton mehrere sich finden. Und ferner andere, die nur eine einzige kleistogame Blüte erzeugen, die dann, in der Scheide des obersten Laubblattes stecken bleibend, zur Frucht reift. Die Kapseln, die sich an diesen einblütigen Inflorescenzen entwickeln, sind kolossal, sie übertreffen die, welche aus den Ährenblüten entstehen, um mehr als das Doppelte, enthalten dann auch eine entsprechend größere Menge von Samen." Es geht aus dieser Angabe klar hervor, daß diese Größendifferenz durchaus nicht immer mit der Kleistogamie zusammenfällt. Solms Laubach sagt über eine auffallend kräftige Ausbildung der mit den chasmogamen Blüten an derselben Inflorescenz sitzenden kleistogamen Früchte nichts.

1) Burk, Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Recueil des Travaux botaniques Neerlandais 1905, Vol. II, Livraisons I -II

2) Solms Laubach, Über das Vorkommen kleistogamer Blüten in der Familie der Pontederiaceen. Bot. Ztg. 1883, pag. 302.

So ist dieselbe auch sicher nicht vorhanden. Nur die an den einblütigen Infloreszenzen entstehenden Früchte der kleistogamen Blüte sind „kolossal", eine Erscheinung, die wahrscheinlich auf Korrelationsverhältnisse zurückzuführen ist, und die, wie bekannt, in ähnlicher Weise häufig vorkommt. Die Verhältnisse bei Heteranthera spicata müssen jedenfalls noch näher untersucht werden, denn auch hier soll die kleistogam erzeugte Frucht gröber sein als die der chasmogamen Blüten, ohne daß nach Solms die soeben erwähnte Sonderung in verschiedenartige Infloreszenzen vorliegt.

Die Reduktionserscheinungen bei Heterantheraarten betreffen nach Solms Angaben das Perigon, welches klein und von zarter Beschaffenheit ist, die Pollenschläuche und die Zahl der Antheren. Die Pollenschläuche treten aus den Antheren direkt zur Narbe über, und bei den beiden Arten Heteranthera Potamogeton und Heteranthera Kotschyana Fenzl ist nur eine Anthere vorhanden; nach Solms Vermutung verschwinden die beiden seitlich-unteren des inneren Kreises, eine Reduktion, die mit der bei den kleistogamen Gramineenblüten beobachteten übereinstimmt.

Es mag bei dieser Gelegenheit noch kurz auf Commelina bengalensis hingewiesen werden. Es sollen hier nach Burcks Angaben die Samen der kleistogamen Blüten doppelt so schwer sein als die der chasmogamen. Eine Abbildung in Englers[1]) „natürliche Pflanzenfamilien" zeigt nun die Frucht einer chasmogamen Blüte, welche vier Samen besitzt; dagegen soll nach dortigen Angaben die kleistogame unterirdische Blüte eine ein- bis zweifächerige Kapsel mit nur ein bis zwei Samen hervorbringen. Selbst wenn man den Fall annimmt, daß zwei Samen entwickelt werden, so sind zur Ausbildung der chasmogam erzeugten Frucht noch immer ebensoviel Nährstoffe erforderlich wie für die Kapsel der kleistogamen Form.

Aus den soeben geschilderten Untersuchungen und Literaturangaben geht klar hervor, daß bei monokotylen Pflanzen alle Reduktionserscheinungen der kleistogamen Blüten auf einer Hemmung der chasmogamen Form beruhen.

B. Dikotyle Pflanzen.

Cistifloren.

a) Violaceen.

Was physiologische und morphologische Untersuchungen anbetrifft, so ist auf Goebels Arbeit „Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien" hinzuweisen. Danach sind auch hier in dem ab-

1) Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien II, 4, pag. 64.

weichenden Bau der kleistogamen Blüten nur Hemmungsbildungen zu sehen. Die Befruchtungsvorgänge wurden von mir genauer untersucht. Weder Nucellarembryonie noch Parthenogenesis liegt vor, denn ich konnte den Pollenschlauch durch den Griffelkanal, die Mikropyle und durch das Gewebe des Nucellus bis zum schon gebildeten Embryo verfolgen.

b) Cistaceen.

1. Halimium glomeratum.

Die Kleistogamie, eine weitverbreitete Erscheinung bei den Cistaceen, zeigt innerhalb dieser Familie sehr verschiedene Grade der Reduktion.

Während nach Grosser[1]) die altweltlichen Formen keinen äußerlich auffallenden Dimorphismus zwischen chasmogamen und kleistogamen Blüten aufweisen, bilden sich bei den neuweltlichen Arten der GattungHalimium auf demselben Individuum dimorphe Blüten aus, größere, meist länger gestielte chasmogame und kürzer gestielte oder in Knäueln sitzende apetale kleistogame, welche hinter den chasmogamen an Größe weit zurückstehen. Das mir zur Verfügung stehende Material aus dem hiesigen Herbarium von Halimium glomeratum zeigt die letztgenannte stark reduzierte Form. Soweit man an demselben und den Abbildungen bei Grosser sehen kann, nehmen die chasmogamen Blüten meistens die Spitze der Infloreszenz ein.

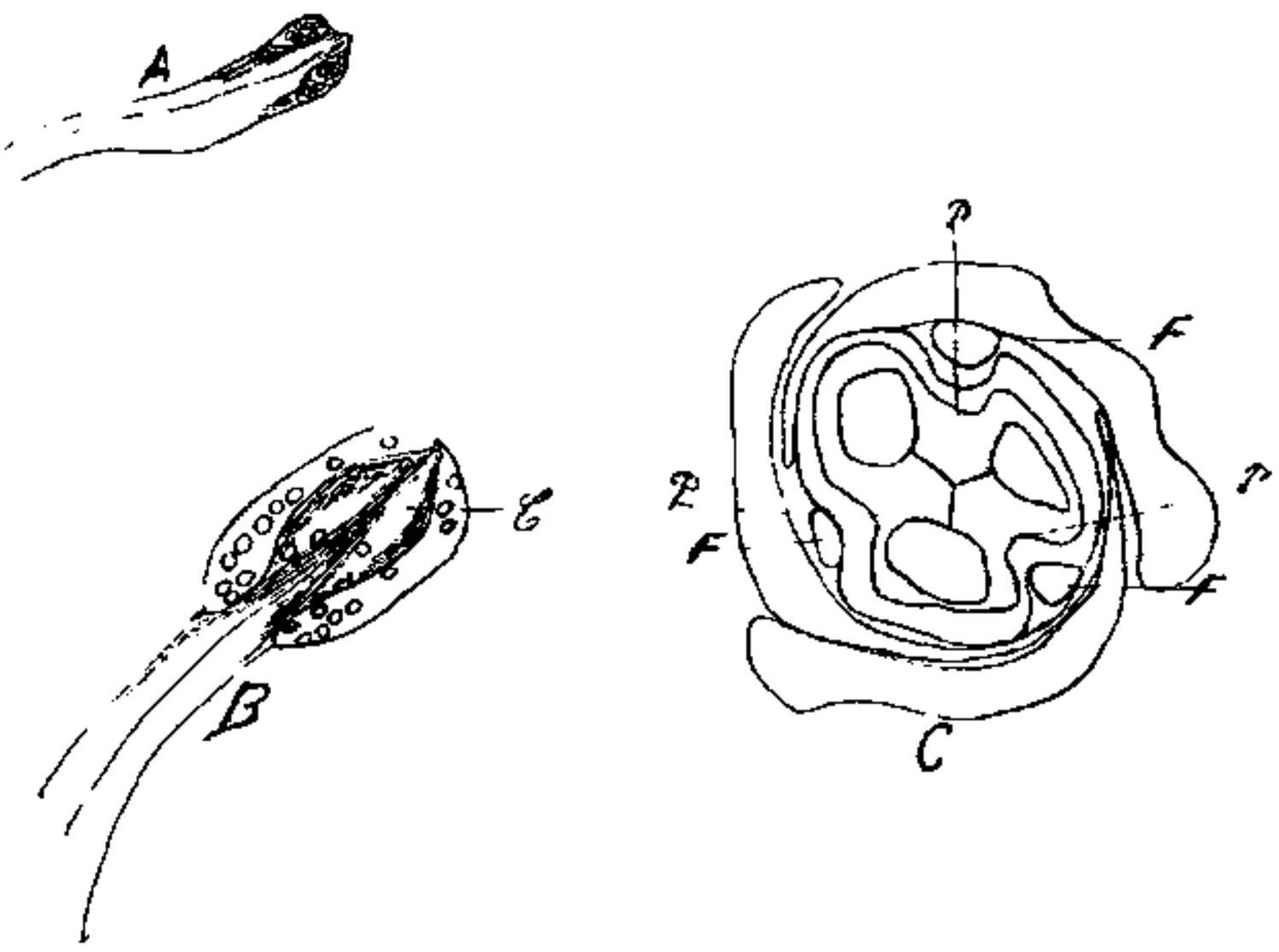


Fig. 4. Halimium glomeratum. *A* Anthere einer kleistogamen Blüte; *B* einer chasmogamen; *C* vordere schwächer entwickelte Pollensäcke. (Beide Figuren mit derselben Vergrößerung gezeichnet.) *C* Querschnitt einer kleistogamen Blüte; *F* die den Placenten *P* superponierten Filamente.

Der Kelch der kleistogamen Blüten ist, wie gewöhnlich, am wenigsten von der Reduktion betroffen und besteht aus fünf Blättern wie bei der chasmogamen Form. Die Korolle scheint ganz abortiert

1) Grosser, Monographie der Cistaceen, pag. 5 u. 6; Englers Pflanzenreich.

zu sein, das Androeceum besitzt drei, selten vier Staubfäden, eine bedeutende Reduktion im Vergleich zu der großen Menge der chasmogamen Blüten; ich zählte hier in einem Falle 31. Wie Fig. 4 *C* zeigt, sind die drei allein übrigbleibenden den Placenten superponiert und gehören nach Payers[1]) Abbildungen dem episepalen, zuerst angelegten Kreise an, der mit den Fruchtblättern alterniert. Die Antheren haben zwei Pollensäcke (Fig. 4 *A* u. *B*) mit nur wenig Pollenkörnern: ich zählte einmal 13 und 10 in je einem Fache. Die beiden vorhandenen Pollensäcke sind, ihrer Insertion am Filamente nach zu schließen, wahrscheinlich die hinteren. Sie besitzen ein Endothecium und Pollenkörner, die teilweise innerhalb der Anthere keimen und ihre Schläuche durch das endotheciumlose Gewebe des Scheitels treiben, teilweise kommt ein Öffnen der Antheren vor, so daß man häufig freie Pollenkörner an den Narben findet (Fig. 5 *B*). Griffel und Narben zeigen bedeutende Reduktionen in der Größe (Fig. 5 *A*). Drei Fruchtblätter, wie bei der chasmogamen Form, sind vorhanden. Die Zahl der Samen ist bedeutend reduziert, und es bleiben meistens eine oder zwei hinter den anderen in der Entwicklung zurück. Es wurden z. B. gefunden:

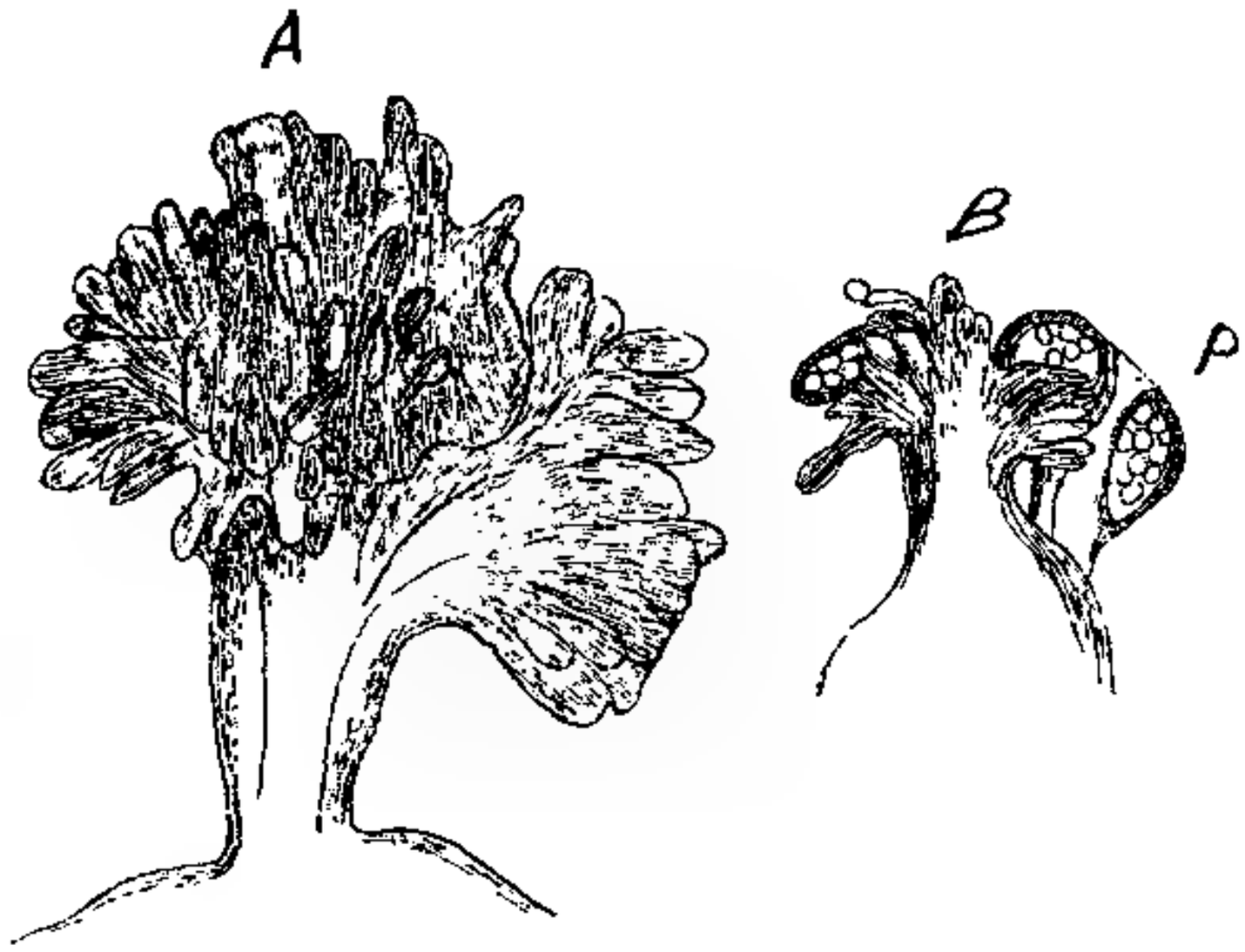


Fig. 5. Halimium glomeratum. Freigelegter Griffel und Narben: *A* einer chasmogamen Blüte, *B* einer kleistogamen; bei letzterer sieht man zwei Antheren durch Pollenschläuche mit der Narbe verbunden. *P* Anthere. (Mit derselben Vergr. gezeichnet)

I. Zwei gut entwickelte, ein kleinerer Samen.
II. Zwei gut entwickelte, zwei kleinere.
III. Drei ziemlich gleich große Samenanlagen.
IV. Zwei große Samen, zwei kleinere.

In den chasmogamen Blüten zählte ich dagegen 11 und 13 Samen. Messungen der Organe beider Formen führten zu folgenden Resultaten:

1) Payer, Organogénie de la Fleur.

	Chasmogame Form	Kleistogame Form
Innere Kelchblätter	= 7 —8 mm	= 1—1,5 mm
Äußere Kelchblätter	= $3^1{}_2$—4 „	= 0,5 „
Länge der Anthere	= 0,45 „	= 0,17 „
Durchmesser der Pollenkörner	= 40—50 μ	= 25—30 μ
Länge der Kapsel	= 6 mm	= 2 mm

Die Maße für Kelch und Kapsel wurden Grossers Monographie entnommen.

Auch bei Halimium glomeratum wird die Befruchtung durch den Pollenschlauch vollzogen: man konnte denselben bis zum Nucellus verfolgen.

2. Helianthemum cairicum.

Aschersons[1]) beschreibt die kleistogamen Blüten von Helianthemum cairicum, einer altweltlichen Art, und gibt an, daß die Größenunterschiede zwischen chasmogamer und kleistogamer Form unerheblich sind. Da das Material, welches ich der freundlichen Vermittlung von Herrn Professor Goebel und Herrn Professor Strasburger verdanke, keine vollentwickelten chasmogamen Blüten besaß, kann ich nichts hierüber aussagen, doch beruht Volkens[2]) Angabe, nach welcher die kleistogamen Blüten größer als die chasmogamen sein sollen, jedenfalls auf einem Vergleich verschiedener Entwicklungsstadien: die Korolle der kleistogamen Blüte ist farblos und wird durch die reifende Frucht emporgehoben. Die Antheren öffnen sich, haben ein Endotheeium und Pollenkörner, die in den Fächern keimen. Meistens sind die Staubfäden durch die Schläuche an die Narbe fixiert, doch kommen Übergangsbildungen vor, bei welchen die Antheren frei und die Pollenkörner auf den Narben verstreut zu finden sind. Sehr häufig haben die Antheren nur zwei gut entwickelte Pollensäcke. Übergangsformen zeigen, daß auch hier die vorderen von der Reduktion betroffen werden. Diese sind auch bei den mit vier Pollensäcken versehenen Antheren schwächer entwickelt (Fig. 6). Der Griffel der kleistogamen Form ist nach Aschersons kürzer als bei den chasmogamen Blüten. Sonstige Hemmungsbildungen scheinen nicht vorzuliegen.

Malvaceen.

Pavonia hastata. In den Gewächshäusern des hiesigen botanischen Gartens waren mehrere Exemplare dieser Pflanze vorhanden. Diese

1) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin 1880—1882, pag 97.

2) Volkens, Flora der ägypt.-arab. Wüste (1887) 101.

hatten, solange sie hier kultiviert waren, nur kleistogame Blüten getragen. Zu Anfang meiner Beobachtungen im April 1905 begannen zwei ältere Exemplare kleistogam zu blühen, und die Pflanzen fuhren während der Monate Mai, Juni und Juli mit der Blüte fort. Ungefähr Anfang August wurden alle Pflanzen aus den Gewächshäusern ins Freie in eins der Mistbeete transportiert, das sich durch günstige Beleuchtung, guten Boden und starke Bodenwärme auszeichnete. Kurz darauf bildeten sich schöne, große, geöffnete Blüten an jüngeren wie älteren Exemplaren. Ob erstere auch vorher kleistogam geblüht haben, ist mir nicht bekannt, doch wohl anzunehmen. Jedenfalls war hier die Wirkung der günstigeren Ernährungsverhältnisse sehr auffallend. Ungefähr Mitte Oktober hörten die Pflanzen mit der chasmogamen Blüte auf; auch die kleistogamen Blüten wurden spärlicher. Es wurden darauf mehrere Pflanzen in das Gewächshaus gestellt, welches die höchste Temperatur aufweist. Hier entwickelten sich neue Blüten, doch keine chasmogamen Exemplare mehr. Viele waren anormal entwickelt; eine ziemlich große, geschlossene Blüte hatte nur eine Antherenhälfte, die übrigen waren verkümmert. Daneben traten andere auf mit der für die kleistogamen Blüten typischen Fünfzahl der Antherenhälften. Im ganzen stellten die im Winter hervorgebrachten Blüten mehr oder minder Übergangsformen dar, die sich meistens freilich mehr dem kleistogamen Typus näherten. Im Dezember fand ich an einem in dem kälteren Gewächshaus stehen gebliebenen Exemplare eine geöffnete Blüte. Sie hatte, wie die chasmogame Form im allgemeinen, 25 Antherenhälften; die Griffeläste aber waren kürzer als gewöhnlich und sahen nur wenig aus der Staubfädenröhre hervor. Im nächsten Sommer 1906 wurden die Pflanzen in ähnlicher Weise behandelt; es bildeten

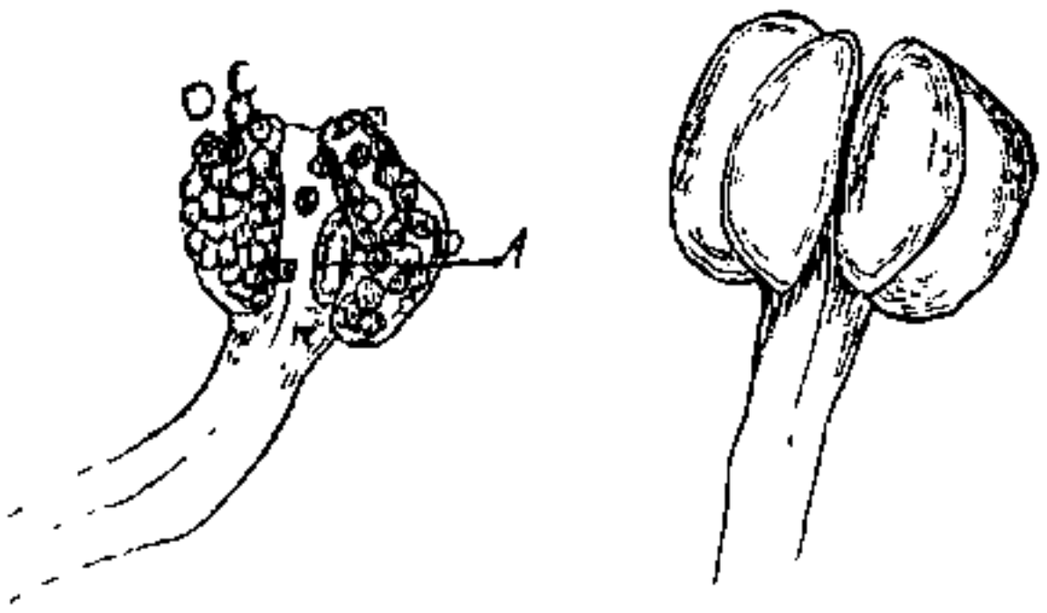


Fig. 6. Helianthemum cairicum. Antheren einer kleistogamen Blüte und einer Übergangsform. *A* Vorderer rudimentärer Pollensack.

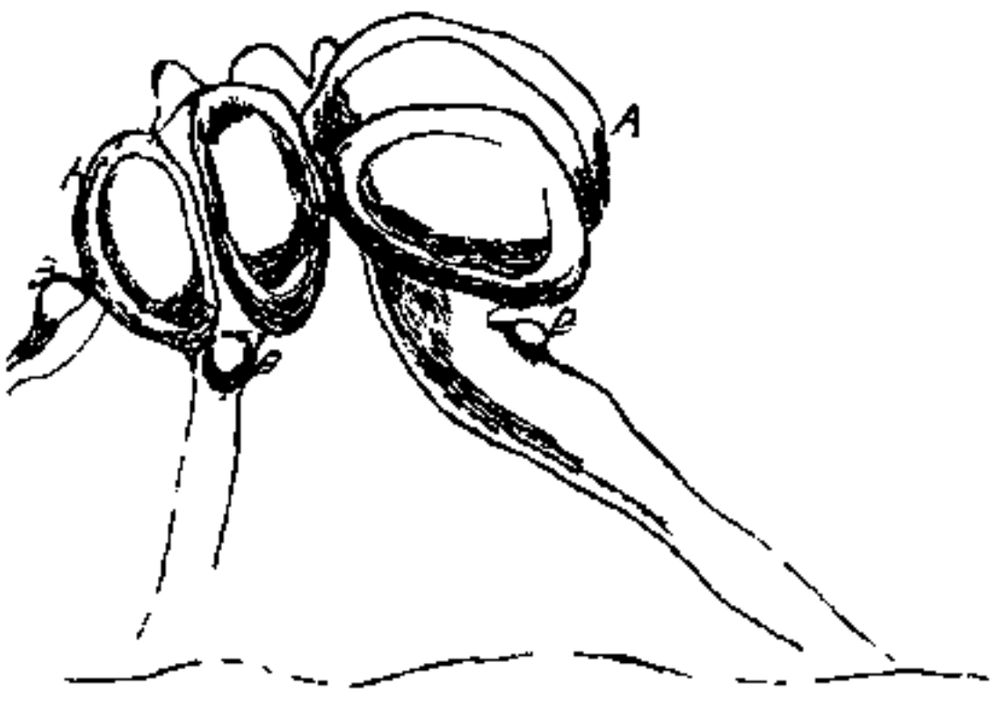


Fig. 7. Pavonia hastata. Teil der Staubfadenröhre einer kleistogamen Blüte. *A* Entwickelte monothecische Antherenhälften; *B* rudimentäre in Form von Höckern.

sich aber keine vollkommen geöffneten Blüten, was wahrscheinlich auf die ungünstigen Temperaturverhältnisse im letzten Sommer zurückzuführen ist. Ende November dagegen öffnete sich noch eine kleine verkümmerte Blüte: dieselbe hatte nur fünf monotheeische Antherenhälften wie die typisch kleistogamen Blüten und Blumenkronblätter, die den Kelch kaum überragten. So sind alle möglichen Übergänge zwischen kleistogamen und chasmogamen Blüten vorhanden. Ich fand auch Blüten mit 6, 10 und 16 Antheren.

Die kleistogamen Blüten sind von den inneren Kelchblättern und den ziemlich farblosen Blumenkronblättern eng umschlossen; die äußeren Kelchblätter öffnen sich dagegen frühzeitig. Die Zahl der Sepalen und Petalen ist nicht reduziert, dagegen diejenige der Antherenhälften auf fünf. Außer diesen fünf, die gut entwickelt sind, findet man verkümmerte in Form von Höckern. Davon scheinen fünf senkrecht unter den anderen stehende konstant zu sein (Fig. 7). Ein Vergleich mit der von Goebel[1]) erwähnten Malva parviflora zeigt, daß die bei Pavonia hastata vorhandenen Staubfäden identisch sind mit den bei Malva parviflora übrigbleibenden, denselben, die sich bei allen Malvaceen zuerst anlegen. Goebel sagt von diesen: Diese fünf Antheren stehen weder genau vor den Blumenblattanlagen, noch genau vor den Kelchblättern, sondern fallen über den Zwischenraum zwischen beiden, doch mehr der Mitte des Kelchblattes genähert (Fig. 8 *B*). Die Entwicklung von Pavonia hastata zeigt Übereinstimmung mit derjenigen von Malva parviflora. Es findet sich dieselbe stumpf-fünfkantige Form der Blütenachse (Fig. 8 *A*), dieselbe Spaltung der Antherenanlagen in monotheeische Antherenhälften. Nur geht die Reduktion noch weiter, denn von den 10 bei der Spaltung

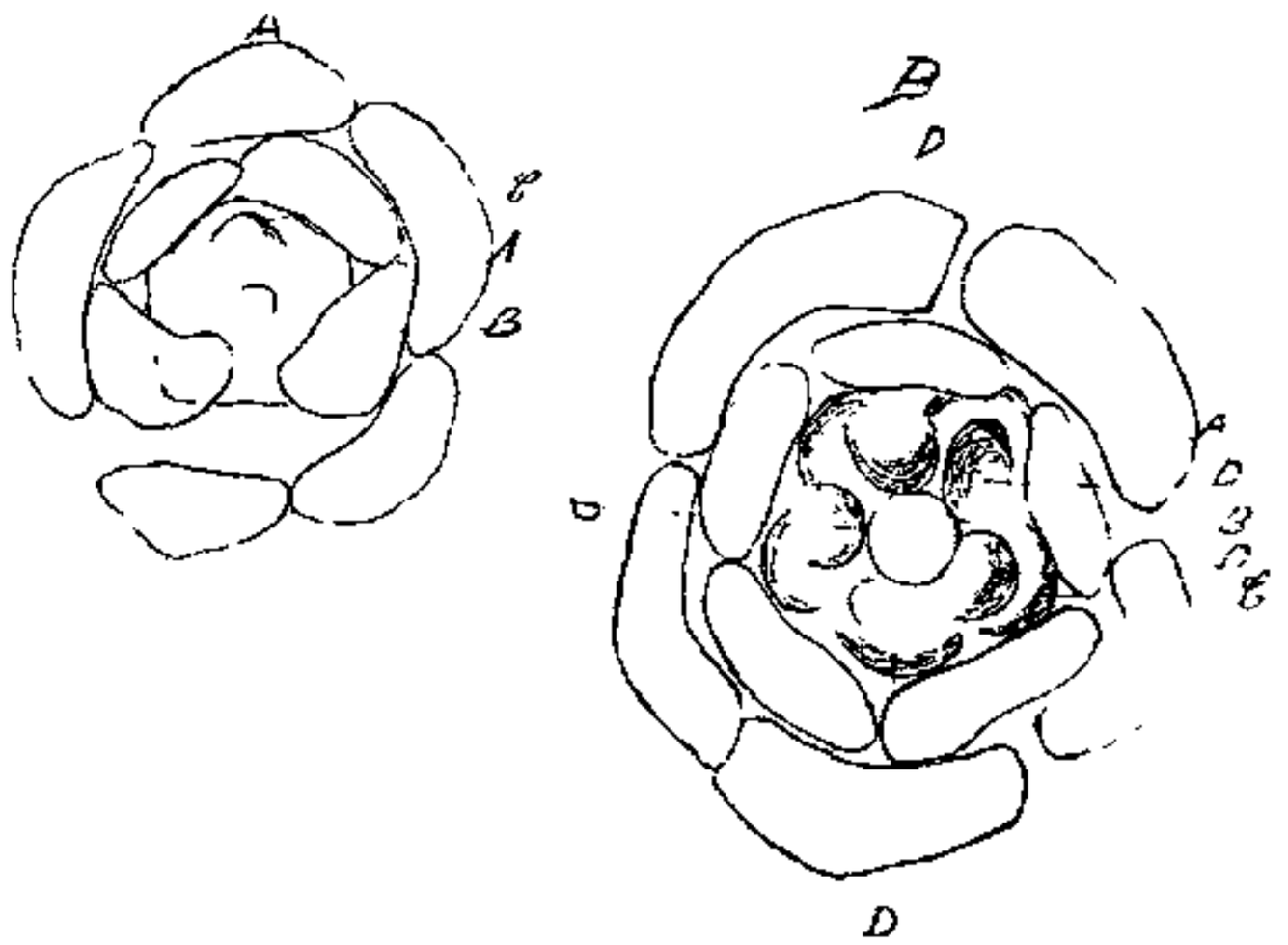


Fig. 8. Pavonia hastata Querschnitte durch junge Entwicklungsstadien von wahrscheinlich kleistogamen Blüten. *A* Jüngeres Stadium: man sieht die fünfkantige Blütenachse *B* Älteres Stadium mit den fünf Antherenanlagen, die weder genau vor den Kelchblättern noch den Kronblättern stehen. *A* Außenkelch, *B* Innenkelch, *C* Korolle, *D* Antherenanlagen.

---

1) Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XVII, pag 234.

entstandenen Hälften, welche bei Malva parviflora gut entwickelt sind, gibt es bei Pavonia nur fünf, die anderen sind, wie schon erwähnt, rudimentär und nur als kleine Höcker vorhanden. Bei den chasmogamen Blüten findet man dagegen 25 solcher Antherenhälften, und man sieht auch hier genau, wie zwei untereinander stehende durch Spaltung der Filamente entstanden sind.

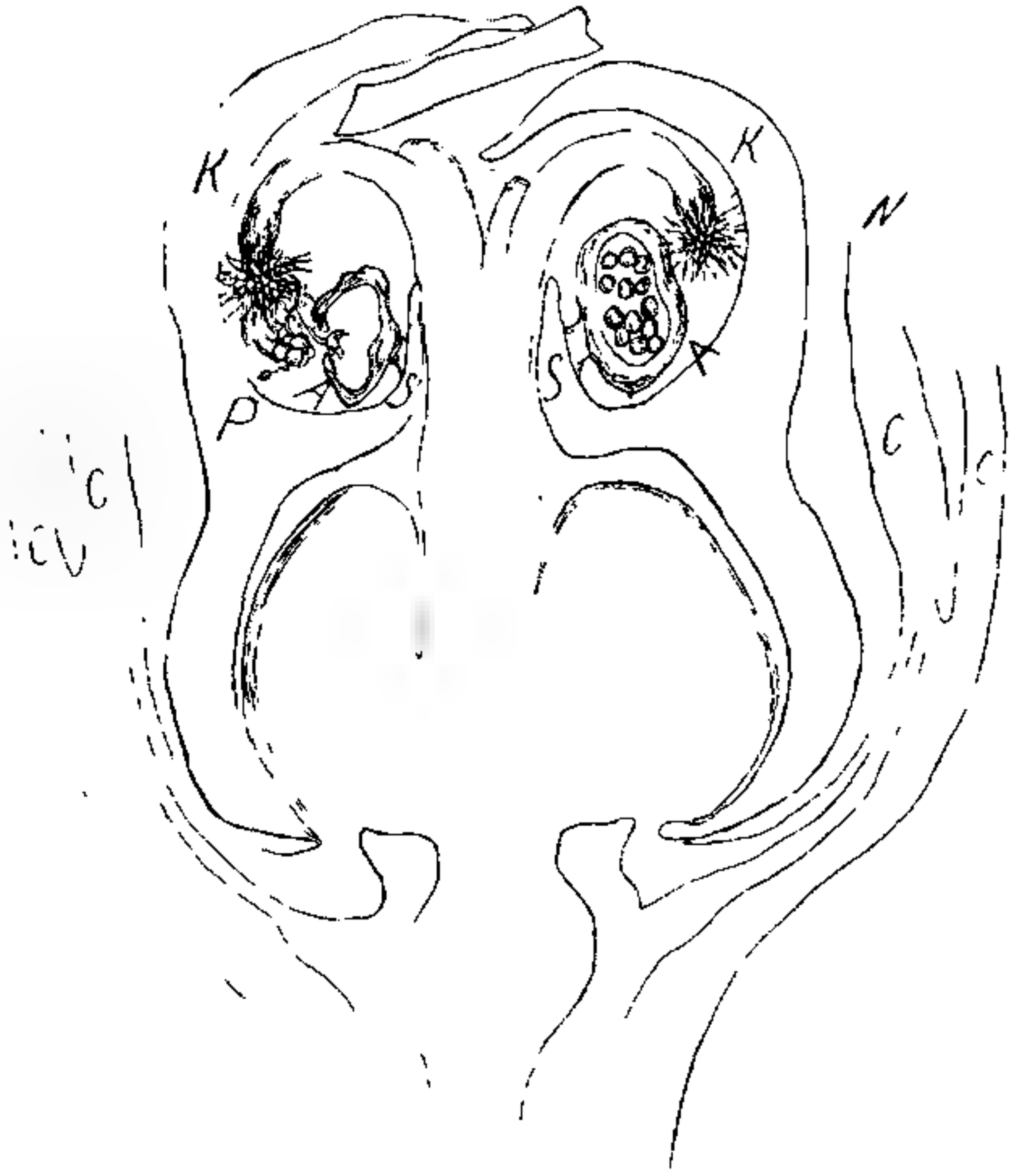


Fig 9. Pavonia hastata. Längsschnitt durch eine kleistogame Blüte. *C* Kelchblätter, *K* Kronblätter, *A* Antheren, *N* Narben, *P* keimende Pollenkörner, *S* Staubfadenröhre.

Es gehören ontogenetisch also immer zwei senkrecht zu einander stehende Antherenhälften zusammen, nicht die schräg nebeneinander stehenden. Die Reihenfolge, in der sich die Reduktion bei den kleistogamen Blüten vollzieht, zeigt auch, daß die Spaltung der zuerst angelegten fünf Antheren in die monothecischen Hälften wahrscheinlich früher erfolgt als das Auftreten der daneben liegenden und basipetal darunter stehenden Antherenanlagen; es fanden sich z. B. Übergangsbildungen mit sechs Antherenhälften; davon stand die sechste dicht unterhalb einer der normal entwickelten, während die anderen Antherenanlagen gar nicht zu sehen oder doch nur in Form von ganz rudimentären Höckern vorhanden gewesen sein müssen. Es scheint daraus hervorzugehen, wie es auch Goebels[1]) Ansicht ist, daß diese Staubblattanlagen unabhängig voneinander auftreten.

1) Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XVII, pag. 238.

Die Antheren haben ein gut entwickeltes Endothecium und öffnen sich normal. Innerhalb geschlossener Antheren keimende Pollenkörner wurden nicht beobachtet. Die Pollenkörner fallen teilweise heraus, meistens aber bleiben sie in den Pollensäcken liegen und treiben durch die Öffnung Schläuche auf die Narben.

Während die Griffeläste bei der chasmogamen Form meistens gerade aufgerichtet sind, krümmen sie sich bei der kleistogamen Blüte nach abwärts; sie schieben sich zwischen Blumenkronblätter und Antheren hindurch und liegen so gewissermaßen in einer Nische eingeschlossen, in welcher sie dicht an die Antheren gedrängt werden (Fig. 9). Die Herabkrümmung der Griffeläste ist aber kein konstantes Unterscheidungsmerkmal zwischen chasmogamer und kleistogamer Form; ich fand z. B. in einer halb geöffneten Blüte, die, der Ausbildung des Androcoeums und der Korolle nach zu schließen, dem chasmogamen Typus angehörte, auch einen Teil der Griffeläste nach abwärts gekrümmt und mit den Antheren durch Pollenschläuche verbunden. Aller Wahrscheinlichkeit nach kommen zwei Faktoren in Betracht, die das Herabkrümmen der Narben veranlassen: einmal die Hemmung der Blumenkrone, zweitens die Streckung des Griffels; doch können diese Verhältnisse wohl nur auf experimentellem Wege mit Sicherheit festgestellt werden.

Die Größendifferenzen der kleistogamen und chasmogamen Form sind relativ zu anderen Arten nicht bedeutend. Die Griffeläste der kleistogamen Blüte sind ungefähr halb so lang wie die der chasmogamen. In der Länge der Antheren gibt es wenig Unterschiede.

Malpighiaceen.

Das Vorkommen anormaler geschlossener Blüten bei den Malpighiaceen wurde zuerst im Jahre 1815 von L. C. Richard[1]) an einer von ihm Aspicarpa hirtella benannten Art beobachtet. Vom Jussieu[2]) wurden später über diese Formen weitere Angaben gemacht. Danach kommen dieselben bei den Gattungen Janusia, Camarea, Aspicarpa und Gaudichandia vor. Sie sitzen in der Achsel der unteren Blätter, sind sehr klein und von gleichem Bau bei den verschiedenen Arten. Die Korolle fehlt oder ist nur in einem Rudiment vorhanden; ein Staubgefäß nur wurde gefunden, dessen Anthere mit Endothecium und nur wenigen Pollenkörnern versehen war. Diese besitzen nach Jussieu

1) Mémoires du Muséum II, 396.

2) Flora Brasiliensis X, III, pag. 64, Tab. 174, 176. Monographie der Malpighiaceen (1843, pag. 82).

den gleichen Bau wie die Pollenkörner der entwickelten Blüten, sind dagegen wie im Innern leer. Die Hauptdifferenz beider Formen liegt aber in der Stellung der einzig vorhandenen Anthere. Jussieu sagt hierüber: „C'est en effet par la configuration diverse des carpelles que les genres (des Malpighiacées) sont essentiellement distingués et leurs autres différences portent ou sur un avortement partiel de plusieurs des cinq étamines, opposées au calice (qui manquent toutes et complètement dans la fleur anormale) ou sur l'addition d'une sixième opposée au pétal le plus intérieur dans le bouton. Un rudiment d'anthère, correspondant par sa situation à cette sixième, représente seul les étamines dans la fleur anormale, même dans les genres pentandres, où la fleur normale en était dépourvue."

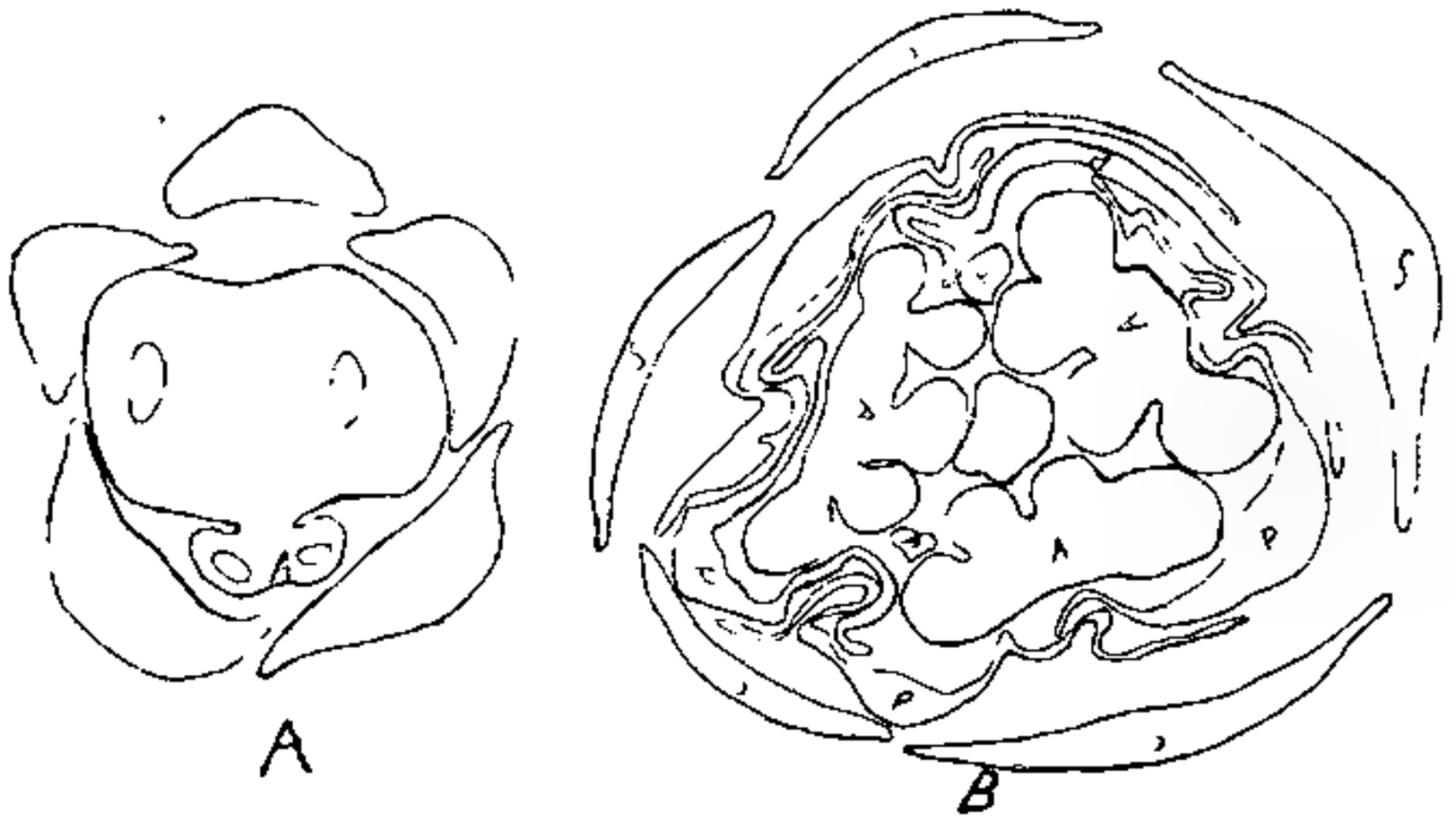


Fig. 10. *A* Aspicarpa longipes. Querschnitt durch eine geschlossene anormale Blüte. *B* Aspicarpa lanata. Querschnitt durch eine normale Blute. *A* Antheren, *P* Kronblätter, *S* Kelchblatter.

Meine Untersuchungen dieser eigentümlichen, von den übrigen kleistogamen Blüten abweichenden Formen wurden an Herbarmaterial vorgenommen. Es standen mir Exemplare von Aspicarpa longipes, hirtella und lanata zur Verfügung. Was die abweichende Stellung der Anthere in der anormalen Blüte anbetrifft, so bestätigen Querschnitte dieselbe (Fig. 10). Bei der chasmogamen Form von Aspicarpa lanata sieht man drei gut entwickelte Antheren, zwei Antherenrudimente; alle fünf sind episepal. Bei der geschlossenen anormalen Blüte von Aspicarpa longipes findet man nur ein Antherenrudiment, welches alternisepal steht. An eine Verschiebung der Anthere innerhalb der Blüte ist nicht zu denken, da dieselbe am Grunde mit dem Fruchtknoten verwachsen ist. Bei Aspicarpa longipes fand ich in den meisten Fällen kein Endothecium entwickelt, doch bei Aspicarpa hirtella war dasselbe vorhanden. Nirgends wurden normal ausgebildete Pollenkörner beobachtet. Was man im Anfang dafür halten konnte, schienen Gerbstoffgebilde zu sein: keine Spur von Pollenschläuchen war zu sehen. Die Frucht ist gut ent-

wickelt, und normal ausgebildete Embryonen wurden gefunden. Auf Mikrotomschnitten sah man, daß dieselben ziemlich weit von der Mikropyle entfernt sind. Auffallend ist eine auf bestimmtem Stadium vom Nucellus aus entstehende Wucherung auf der Seite der Mikropyle. Die beiden Integumente, die im jungen Stadium vorhanden sind, verwachsen später mit dem Nucellus. Es geht aus allen diesen Beobachtungen hervor, daß diese Blüten nicht befruchtet werden, sondern sich wahrscheinlich auf parthenogenetischem Wege entwickeln, daß man sie also

Fig. 11 A.

Fig. 11 B

Fig. 11. Aspicarpa longipes.
A. Chasmogame Blüte freipräpariert. *A* Antheren, *N* Narbe
B. Anormale Blüte nach Entfernung der vorderen Kelchblätter. Die beiden Fruchtblätter sind voneinander entfernt, um die dahinterstehende Anthere zu zeigen *A* Anthere, *B* Fruchtblätter. Die Vergrößerung ist dieselbe.

nicht zu den kleistogamen rechnen kann, vielmehr sie als „kleistoparthenogenetisch“[1]) bezeichnen muß. Wie die Entwicklung des Embryos vor sich geht und welche Bedeutung die an der Mikropyle entstehende Wucherung hat, ob hier vielleicht Gallenwirkungen eine Rolle spielen, bedarf noch näherer Untersuchung an lebendem Material, das mir leider nicht zur Verfügung stand. In den sonstigen Reduktionserscheinungen

[1]) Der Ausdruck „Parthenogenesis“ ist hier im weitesten Sinne zu verstehen; ob hier wirklich „echte Parthenogenesis“ vorliegt, konnte ich wegen Mangel an Material leider nicht untersuchen.

zeigen diese Blüten große Übereinstimmung mit den kleistogamen Formen anderer Arten. Bei den anormalen Blüten sind nur zwei Fruchtblätter, bei den geöffneten drei: bei den ersteren ist oft ein Fruchtblatt verkümmert. Die Unterschiede in der Antherengröße und der Griffellänge sind bedeutend (Fig. 11 A u. B).

Messungen führten zu folgenden Resultaten:

	Normale geöffnete Blüte	Anormale Blüte
Antherenlänge	= 1,3 mm	= 0,65 mm
Länge des Filaments	= 3,1 „	= 0,25 „

Die Kronblätter, welche bei der anormalen Blüte oft ganz unterdrückt zu sein scheinen, haben eine Länge von 1,09 cm und eine Breite von 0,51 cm bei der normalen Form, die Pollenkörner der letzteren einen Durchmesser von 50– 60 μ.

Bei der von Darwin erwähnten Hoya carnosa liegen vielleicht ähnliche Verhältnisse wie bei Aspicarpa vor. Doch ist mir die Kleistogamie dieser Pflanze überhaupt zweifelhaft, da ich an dem hiesigen Exemplare während der letzten beiden Jahre nie kleistogame Blüten gefunden habe.

Polygalaceen.

Zwei Arten mit kleistogamen Blüten „Polygala polygama und Polygala pauciflora" sind von Charles Hugh Shaw in den „Contributions from the botanical Laboratory (Pensylvania) II" beschrieben worden. Mir stand leider kein lebendes Material zur Verfügung. Was Größen- und Zahlenverhältnisse anbetrifft, werde ich deshalb Shaws Angaben anführen. Die Fragen, welche er unberücksichtigt ließ, wie Stellung der vorhandenen Staubblätter, Austritt der Pollenschläuche aus den Antheren und anderes habe ich an der Hand von Herbarmaterial zu beantworten versucht. Shaw beschreibt drei Blütenformen, eine chasmogame, eine oberirdische kleistogame und eine unterirdische kleistogame. Da die zweite nach seiner Beschreibung nur eine Übergangsform zwischen den beiden anderen ist, werde ich sie weniger berücksichtigen.

Von den fünf Kelchblättern sind nach Shaws Angabe bei der chasmogamen Blüte die drei äußeren nur klein. $1^1/_2$ -2 mm lang. $^1/_3$—1 mm breit, die beiden Flügel dagegen groß und kräftig ausgebildet; bei der oberirdischen kleistogamen Blüte sind die Flügel noch unbedeutend größer als die übrigen Blätter; bei den unterirdischen Blüten dagegen sind sie kleiner als die drei anderen. Auch diese Tat-

sache, die zuerst auffallend erscheint, ist als Hemmungsbildung zu erklären.

Nach Payers[1]) Abbildungen werden nämlich bei den Polygalaceen die seitlichen Blätter zuletzt angelegt, erst später wachsen sie den übrigen voraus und überragen sie an Länge. Die kleistogame Blüte bleibt also auf einem Stadium stehen, welches die letztgenannte Erscheinung noch nicht zeigt.

Von der Korolle gibt Shaw folgende Größenverhältnisse an: „Bei der chasmogamen Blüte ist die Carina 5—6 mm lang, die beiden hinteren Blätter ungefähr von derselben Länge, aber viel schmäler.

Bei der unterirdischen kleistogamen Blüte ist die Korolle auf die Carina reduziert, welche ungefähr die Größe von $1^1/_2$ mm erreicht. Da nun

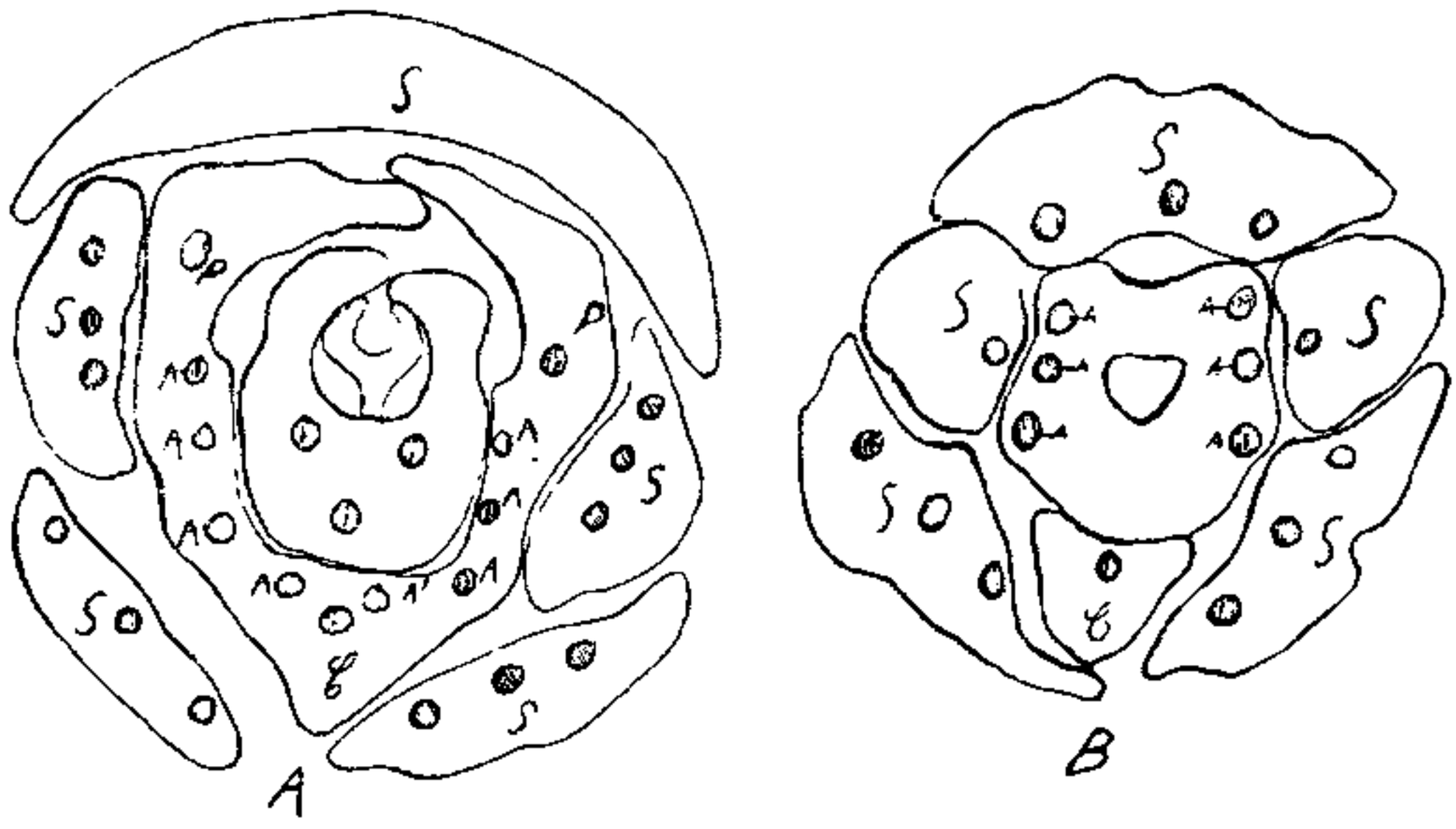


Fig. 12. Polygala polygama. Querschnitt, A durch eine chasmogame Blüte, B durch eine kleistogame. *S* Kelchblätter; *C* Carina, bei der chasmogamen Blüte mit den beiden hinteren Kronblättern *P* verwachsen; *A* Gefäßbündel der Antherenfilamente. In der kleistogamen Blüte fehlen die beiden vorderen A^1.

bei den chasmogamen Blüten auch die vordere Seite der Korolle die geförderte ist, so ist bei der kleistogamen Form das Übrigbleiben der Carina leicht verständlich. Ebenfalls wird die im Verhältnis zu derjenigen des Androcoeums starke Reduktion der Korolle entwicklungsgeschichtlich erklärt, denn nach Payer bleibt die freilich zuerst angelegte Blumenkrone später in der Entwicklung sehr zurück.

Bei den chasmogamen Blüten sind acht Staubfäden vorhanden; das vordere und das hintere sind unterdrückt. In jeder Anthere sind

---

1) Organogénie de la Fleur.

nach Shaws Angabe ein- bis zweihundert Pollenkörner. Zahl wie Größe der Antheren sind sehr reduziert bei den unterirdischen Blüten. variieren außerdem bedeutend. Eine gut entwickelte Anthere enthält

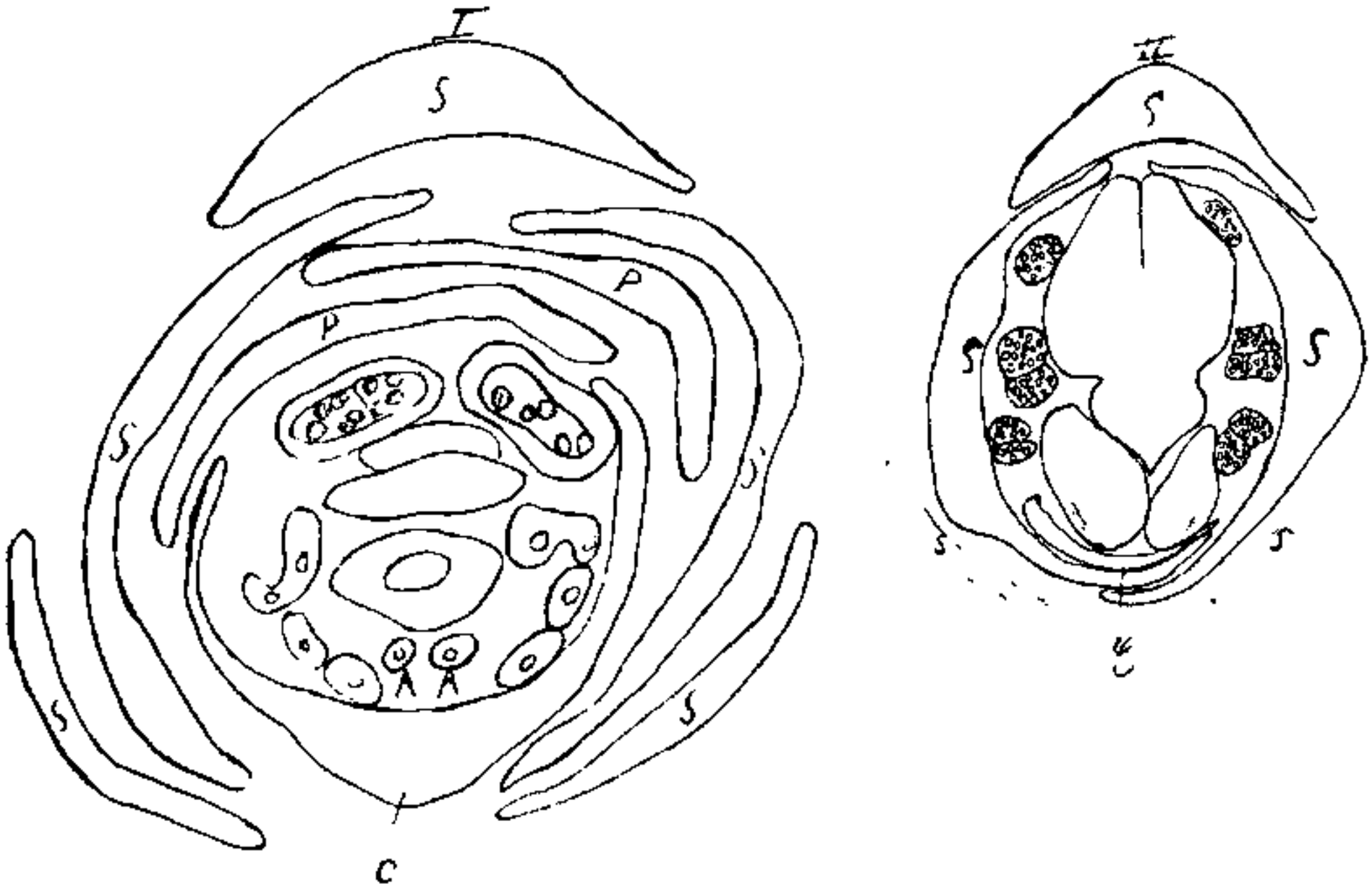


Fig. 13.— Polygala polygama. I. Querschnitt durch eine chasmogame Blute. Die beiden vorderen Staubfäden *A* haben die kleinsten Filamente im Querschnitt *C* Carina, *S* Kelchblätter, *P* Blumenkronblätter. II. Querschnitt durch eine kleistogame Blüte. Die beiden vorderen Antheren fehlen *S* Kelchblätter, *C* Carina.

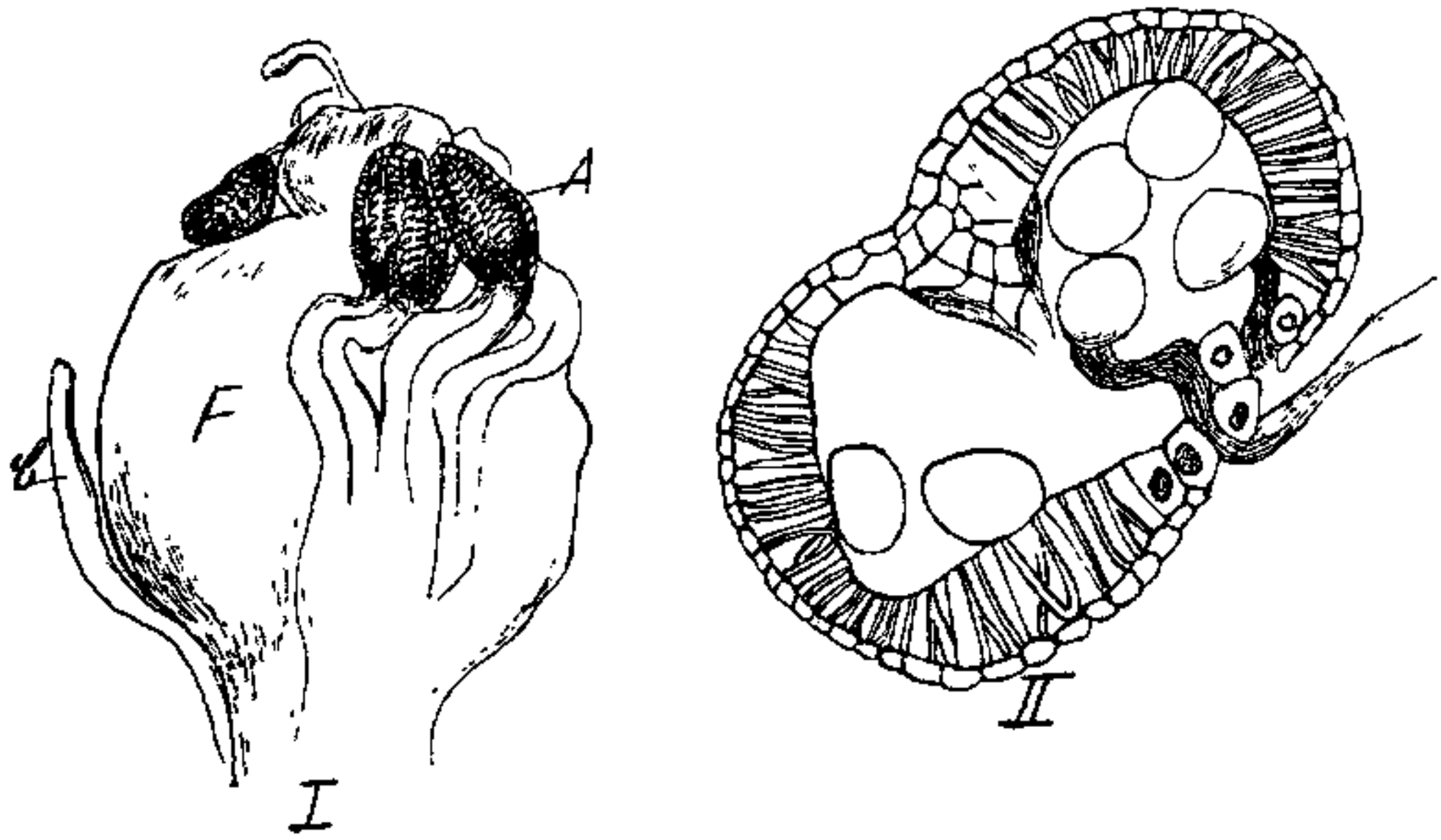


Fig. 14. I Polygala polygama, kleistogame Blüte. Freigelegter Fruchtknoten *F* mit Antheren *A*; es fehlen die beiden vorderen, auf der Seite der Carina stehenden Staubfäden. *C* Carina. II Querschnitt durch die Anthere einer kleistogamen Blüte. Die Pollenschläuche dringen durch die dünnwandige Stelle ins Freie.

ungefähr 40—80 Pollenkörner. Das Fehlen von zwei Pollensäcken bei den kleistogamen Blüten ist hier nicht als Hemmungsbildung zu

bezeichnen, sondern auch bei den chasmogamen Blüten vorhanden, eine Erscheinung, die bekanntlich häufig bei den Polygalaceen vorkommt. Die von mir untersuchten Blüten hatten meist sechs Antheren, auch fünf und sieben wurden gefunden. Im ersteren Falle fehlen die beiden vorderen, vor den Kelchblättern stehenden (Fig. 12, 13, 14 I). Dies ist entwicklungsgeschichtlich nicht recht zu erklären, da nach Payer die episepalen Staubfäden die zuerst angelegten sein sollen. Doch ist schon bei der chasmogamen Form in der Unterdrückung des vorderen und hinteren Staubblattes eine Unregelmäßigkeit zu sehen, denn das hintere ist ebenfalls ein episepales, das vordere gehört der sonst geförderten Seite an. Also hängt hier die Reihenfolge, in der die Staubblätter sich anlegen, nicht mit derjenigen zusammen, in welcher sie zur Unterdrückung „neigen“ [1]). Man sieht dann auch bei einer Messung, daß die beiden in der kleistogamen Blüte nicht vorhandenen Staubfäden bei den chasmogamen Blüten schwächer entwickelt sind, sowohl was den Durchmesser der Filamente wie die Breite der Antheren anbetrifft (Fig. 13).

Messungen ergaben folgendes Resultat:

Breite der Antheren:

Vordere bei den kleistogamen Blüten fehlende Antheren — 225 μ und 213 μ.

Die drei seitlichen Antheren = 250 μ, 264 μ und 295 μ.

Durchmesser der Filamente.

I. Dicht unterhalb des Ansatzes der Antheren gemessen:

Vordere Staubblätter = 75 und 85 μ.

Seitliche Staubblätter — 95, 115 und 102 μ.

II. Ungefähr in der Mitte gemessen von der Ansatzstelle der Antheren aus gerechnet:

Vordere Staubblätter — 50 und 58 μ.

Seitliche Staubblätter — 72, 73 und 72 μ.

Über die Keimung der Pollenkörner und den Austritt der Pollenschläuche fand ich bei Shaw nichts angegeben.

Die Pollenkörner keimen innerhalb der geschlossenen Antheren. Sie dringen hauptsächlich an der endotheciumlosen Stelle hervor, indem sie die Zellwände auseinander drängen (Fig. 14. II) und zwischen

---

1) Ein ähnlicher Fall kommt nach Goebel bei den Cruciferen vor; auch hier „neigen“ die seitlichen kurzen Staubblätter zum Verschwinden, obgleich sie nach Eichler vor den längeren angelegt werden.

den einzelnen Zellen hindurchwachsen. An anderen Stellen scheinen sie aber auch seitlich, wo das Endothecium entwickelt ist, hervorzukommen und dasselbe zu durchdringen.

Was die verschiedene Ausbildung der Griffel und der eigentümlichen Narben anbelangt, so ist auf Shaws Abbildung zu verweisen. Man sieht, daß auch hier nur Hemmungsbildungen vorliegen.

Reife Samen standen mir bei meinen Untersuchungen leider nicht zur Verfügung. Shaw gibt hierüber folgendes an:

„The evident flowers commonly fail to bring forth seeds. When seeds are produced, no difference has been observed in those resulting from the different types of flowers." Ob erstere Angabe, nämlich das Fehlschlagen der Frucht bei den chasmogamen Blüten, richtig ist, bedarf wohl noch weiterer Untersuchung.

Papilionaceen.

1. Amphicarpaea monoica.

Eine Beschreibung der verschiedenen Blütenformen von Amphicarpaea monoica, einer in Nordamerika heimischen Papilionacee, finden wir in den „Contributions from the botanical laboratory in Philadelphia" von A. Shively. Aus dieser Arbeit geht klar hervor, daß die unterirdischen kleistogamen Blüten Hemmungsbildungen der chasmogamen sind; die oberirdischen kleistogamen stellen wie bei Polygala Übergangsbildungen beider Formen dar. Was Größenunterschiede der einzelnen Organe, verschiedene Ausbildung des Griffels, der Narben, Antheren, Pollenkörner und Zahlenunterschiede der letzteren betrifft, so ist auf A. Shivelys Werk und ihre Abbildungen zu verweisen. Nicht berücksichtigt wurden von ihr die Stellungsverhältnisse der bei den kleistogamen Blüten entwickelten Staubblätter und die Art und Weise, wie die in den geschlossenen Antheren sich bildenden Pollenschläuche ins Freie gelangen.

Herrn Professor Goebel verdanke ich die Angabe, daß sehr schwach ernährte, kümmerliche Keimpflanzen von Amphicarpaea monoica nur unterirdische Blüten produzierten [1]). Ich selbst fand im Oktober 1905 Inflorescenzen mit kleistogamen Blüten an einer voll entwickelten Pflanze, und zwar in der unteren Stengelregion am Boden kriechend, mehr oder weniger durch Sand und Blätter verdeckt. Sie nahmen dem Bau nach eine Mittelstellung zwischen den von Shively als oberirdische und unterirdische kleistogame Blüten bezeichneten ein. Die

1) Derselbe Fall kommt nach Goebel bei Cardamine chenopodifolia vor.

von mir untersuchten hatten meist zwei Samenanlagen, wie nach Shively die oberirdischen kleistogamen Blüten, in der Antherenzahl näherten sie sich dagegen mehr der unterirdischen Form; diese Zahl variiert freilich sehr.

Ich habe mir folgende Notizen hierüber gemacht:

I. Blüte: Drei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, zehn angelegt.
II. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken.
III. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, sieben angelegt.
IV. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, ein Staubfaden mit einem Pollensack, ein ziemlich großes Rudiment.
V. Blüte: Vier Staubfäden mit zwei Pollensäcken.
VI. Blüte: Zwei Staubfäden mit zwei Pollensäcken, zwei mit einem Pollensack.

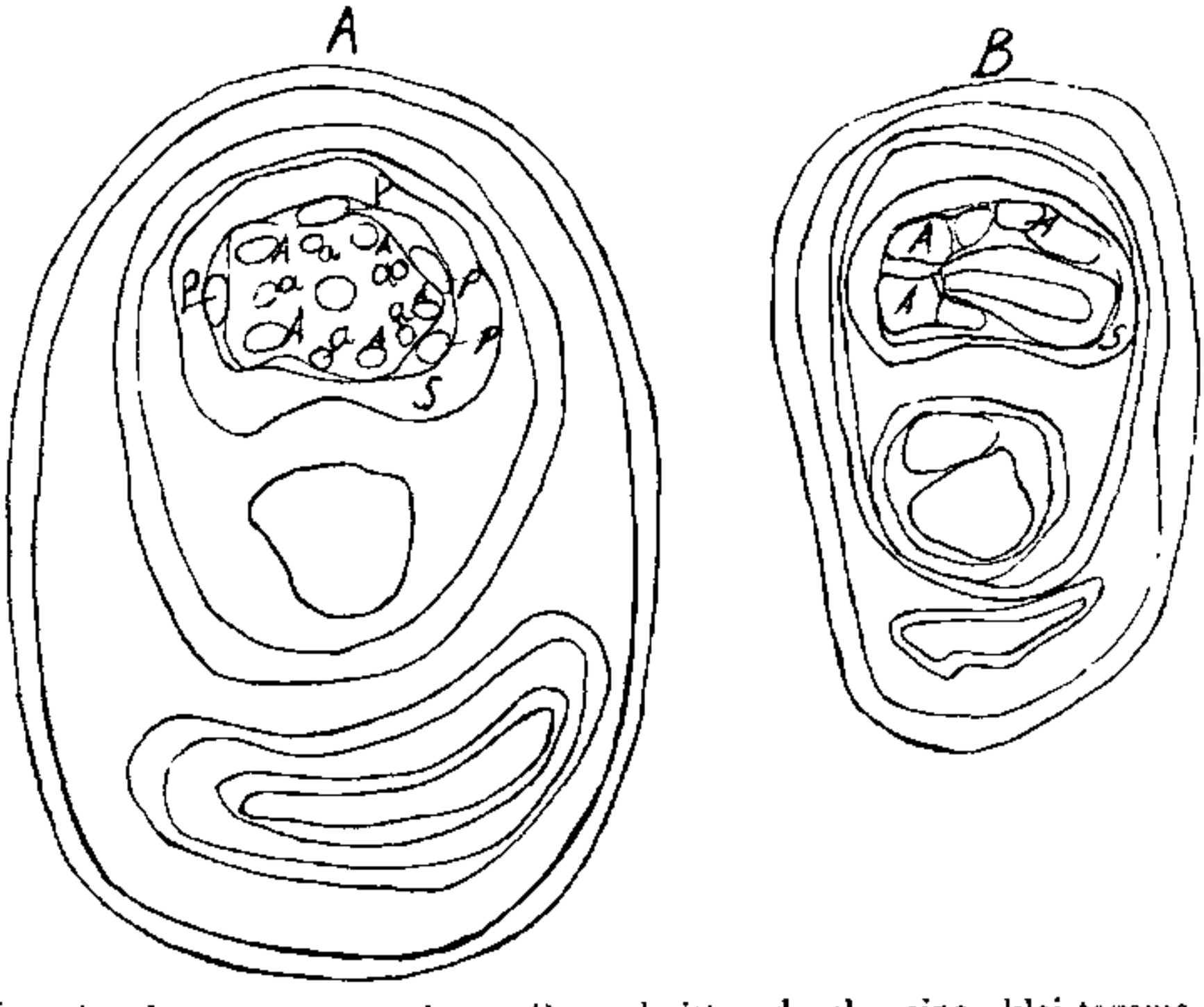


Fig. 15. Amphicarpaea monoica. Querschnitte durch eine kleistogame Blüte. A tiefer unten getroffen als B. *P* Blumenkronblattrudimente, *A* dem episepalen Staubblattkreis angehörige am besten entwickelte Antheren; *a* die fünf epipetalen Antheren, *S* Kelch.

Die Zahl der mit zwei Pollensäcken versehenen Staubfäden variiert also zwischen zwei und vier. Angelegt werden teilweise alle 10, wie auch Figur 15 zeigt. Die kleistogamen Blüten sind von Shively als „apetalous" beschrieben worden, doch sind die Petala als Rudimente immer vorhanden, oft alle fünf, immer wurden vier beobachtet (Fig. 15

und 16). Die Fahne, deren „gelegentliches" Vorhandensein Shively übrigens auch angibt, ist am weitesten entwickelt, was ja auch mit der Begünstigung der Vexillarseite bei den chasmogamen Blüten übereinstimmt, wo diese Förderung schon durch die absteigende Deckung der

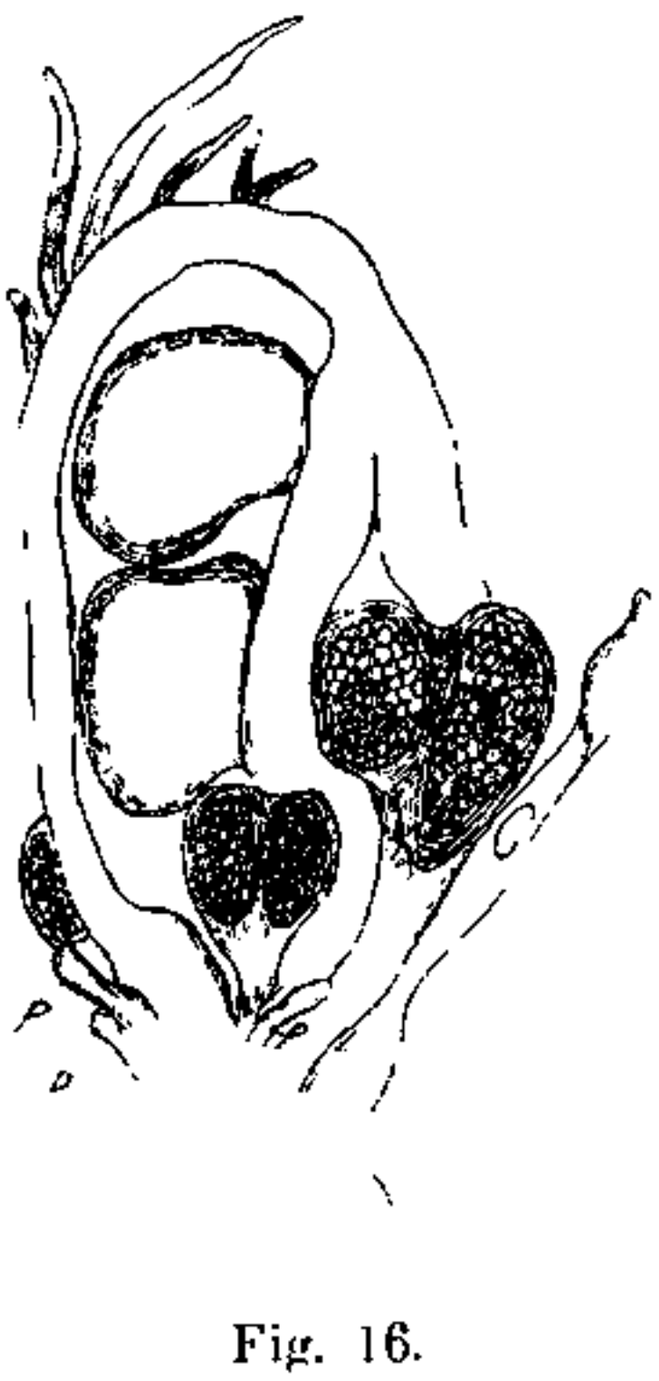


Fig. 16.

Fig. 16
Amphicarpaea
monoica.
Kleistogame Blüte
nach Entfernung
des Kelches.
C Carina, *P* Kron-
blattrudimente

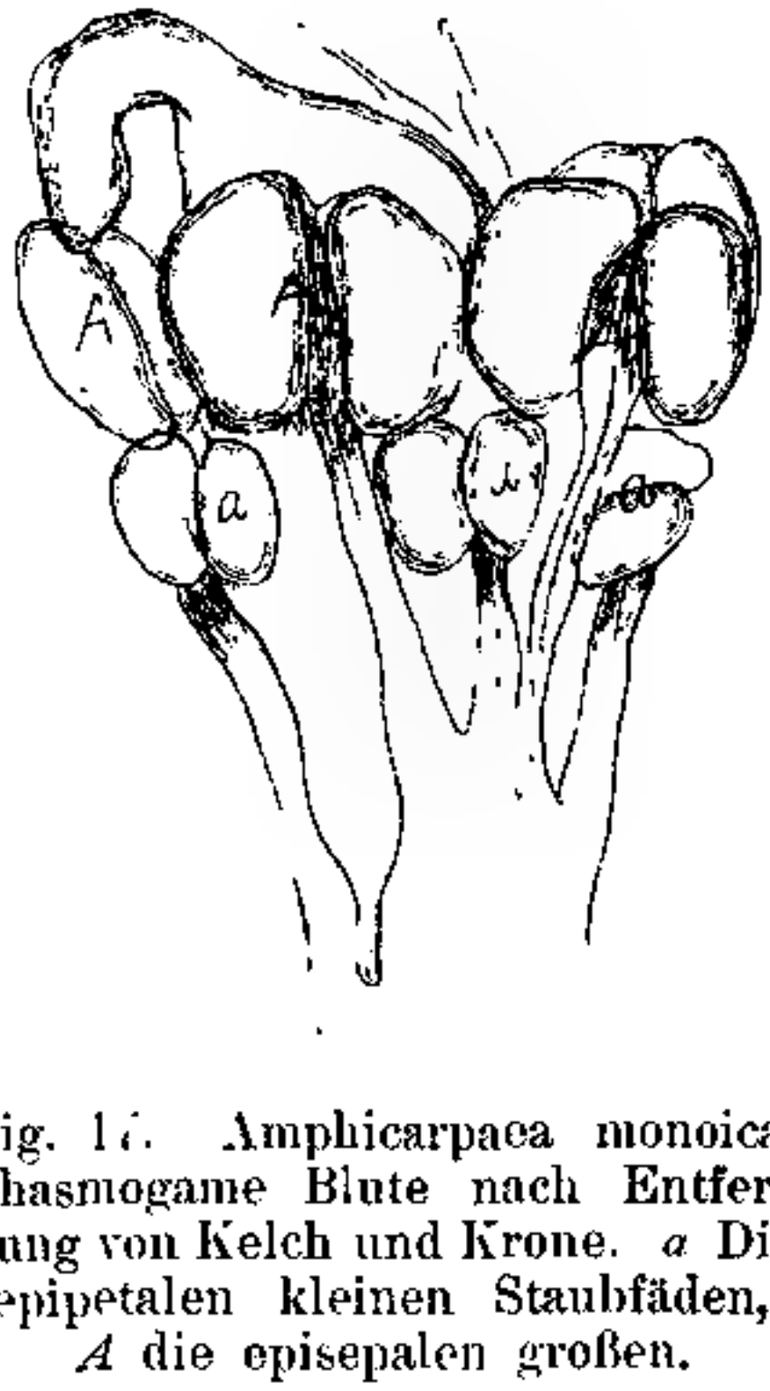


Fig. 17. Amphicarpaea monoica. Chasmogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Krone. *a* Die epipetalen kleinen Staubfäden, *A* die episepalen großen.

Korolle bedingt wird. Was die ausgebildeten Staubfäden anbelangt, so gehören sie dem äußeren Staubblattkreise an, welcher bei den Papilionaceen der zuerst angelegte ist. Auch ist dieser Staubblattkreis, wie Figur 17 zeigt, bei den chasmogamen Blüten später der geförderte und überragt den epipetalen an Länge. Die am meisten entwickelten Staubfäden sind die vexillaren, und, da die Vexillarseite auch sonst die geförderte ist, was in betreff der Blumenkrone schon erwähnt wurde, so ist auch diese Erscheinung durch den natürlichen Entwicklungsgang der Pflanze bedingt. Daß auch hier keine besonderen Anpassungen an die Selbstbestäubung vorliegen, lehrt außerdem die Tatsache, daß nicht nur die

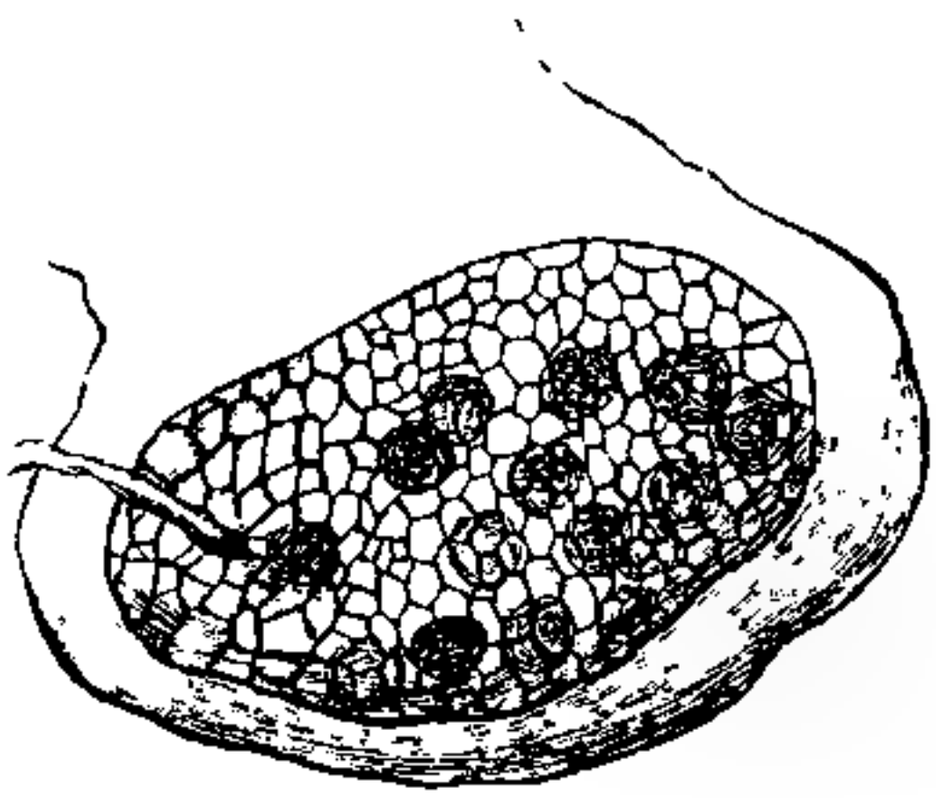


Fig. 18. Amphicarpaea monoica. Anthere einer kleistogamen Blüte. Ein Pollenschlauch dringt durch die Antherenwand.

vor den Narben stehenden großen Antheren bei den kleistogamen Blüten Schläuche aussenden, sondern auch die hinteren, abseits stehenden, deren Schläuche die Narben gar nicht erreichen, und die, was ihre Nützlichkeit anbelangt, steril sein könnten.

Die Pollenschläuche keimen, wie A. Shively angibt, innerhalb der geschlossenen Anthere; sie dringen durch die Antherenwand ins Freie, wahrscheinlich indem sie die Zellwände auseinanderdrängen (Fig. 18). Die Hemmung der Antherenwand wie überhaupt der ganzen Blüte ist also auf sehr frühem Entwicklungsstadium eingetreten. Das sieht man auch daran, daß die Wand der endotheciumlosen Antheren noch drei Zellschichten besaß. Übergangsformen, die sich dem chasmogamen Typus sehr näherten, sind vorhanden. Ich fand eine Blüte, bei der die fünf Staubblätter des äußeren Kreises mit zwei Pollensäcken versehen waren; die inneren waren außerdem als ziemlich große Rudimente vorhanden; drei von den Kronblättern hatten entwickelte Spreiten, nur die anderen beiden waren rudimentär.

Was die Fruchtbildung bei Amphicarpaea monoica anbetrifft, so wurde schon erwähnt, daß dieselbe von Burck als Beweis für seine Einwendung gegen die Theorie der Hemmungsbildung angeführt wurde. Er sagt: „Bei Amphicarpaea monoica sind nach Frl. Shively die unterirdischen Samen sehr viele Mal schwerer als die oberirdischen“ [1].

Ich kann leider nicht mit Bestimmtheit sagen, Früchte von kleistogamen und chasmogamen Blüten für meine Untersuchungen vor mir gehabt zu haben; doch fand ich an einem Exemplare zweierlei oberirdisch produzierte Hülsen, eine zweisamige mit kleineren Samen und eine einsamige mit einem etwas größeren Samen. Wahrscheinlich gehörte der erstere einer Übergangsblüte an, der letztere einer oberirdischen kleistogamen. Eine Wägung der Früchte mit Samen ergab folgende Resultate:

Zweisamige Frucht = 0,1 g
Einsamige Frucht = 0,0494 g
Same der ersteren = 0,0364 „
Same der letzteren = 0,0386 „

Man sieht aus diesen Gewichtsverhältnissen, daß die zweisamige Hülse mehr Nährstoffe zur Entwicklung brauchte als die einsamige, ob-

1) Bouché (Bot. Ztg. 1869, pag. 28) gibt auch an, daß die kleistogam erzeugten Samen größer sind als die der chasmogamen Blüte, berücksichtigt aber ebenfalls die Früchte im Ganzen nicht.

gleich erstere kleinere Samen besaß. Burcks Schlüsse sind also nach diesen Beispielen nicht stichhaltig: er hätte das Gewicht der Früchte und nicht das der einzelnen Samen in Betracht ziehen müssen.

2. Vicia amphicarpa. Während bei den kleistogamen Blüten von Amphicarpaea monoica bedeutende Reduktionserscheinungen gefunden wurden, ist dies bei Vicia amphicarpa nicht der Fall. Nach den Angaben von Fabre[1]) und Ascherson[2]) zeigt sich die Hemmung hauptsächlich in einer Verminderung der Größe. Nach Fabre haben die unterirdischen Blüten eine Länge von 4 mm. Der fünfblättrige Kelch verschließt die Blütenorgane. Die Blumenkrone ist farblos, von den fünf Blättern ist das obere breiter als die anderen: es entspricht dem auch in der chasmogamen Blüte am meisten geförderten Vexillum. Zehn normal ausgebildete Antheren, die sich öffnen und die Pollenkörner auf die Narben gelangen lassen, sind vorhanden. Eine Reduktion in den Zahlenverhältnissen zeigt sich bei der Samenausbildung. Die Angaben hierüber sind bei Fabre und Ascherson etwas verschieden, stimmen aber darin überein, daß in den Früchten der unterirdischen kleistogamen Blüten nur ein oder wenige Samen reifen, welche aber viel größer als die Samen der chasmogamen seien. Daß man in der letzteren Tatsache keinen Beweis gegen die Auffassung der kleistogamen Blüten als Hemmungsbildungen sehen darf, wurde schon bei Gelegenheit von Amphicarpaea erwähnt. Auch hier sind aller Wahrscheinlichkeit nach Korrelationserscheinungen beteiligt, wie Fabre übrigens selber zugibt: „Sans admettre en aucune manière une organisation spéciale pour les fleurs destinées à fructifier sous terre, on peut fort bien se rendre compte du petit nombre et du volume de leurs graines par le seul changement de milieu. Cette ovule priviligée, profitant d'un supplément de substances que n'absorbent plus les autres ovules étouffées, doit prendre aussi isolée dans sa gousse un plus grand développement, qu'il ne l'aurait fait, si la gousse fût restée aérienne et eût nourri toute sa lignée."

Bei diesen Angaben fällt mir auf, daß beide Forscher nur unterirdische kleistogame Blüten erwähnen. Ich fand im Juli 1906 an Pflanzen im botanischen Garten oberirdische kleistogame Exemplare. Sie stimmten insofern mit den beschriebenen unterirdischen überein, daß sie außer den Größenunterschieden und der blaßgefärbten Korolle keine Ab-

1) Fabre, Société botanique de France 1855, p. 503.
2) Ascherson, Berichte der bot. Gesellschaft 1884, pag. 235.

weichungen von der chasmogamen Blüte zeigten. Bei Vicia amphicarpa und überhaupt bei Papilionaceen scheint sehr häufig die von Goebel als induzierte Kleistogamie bezeichnete Erscheinung vorzukommen. So fand ich auch die gut entwickelten, mit schön blau gefärbter Blumenkrone versehenen Blüten selten vollkommen geöffnet und fast immer schon innerhalb der geschlossenen Knospe bestäubt; sehr häufig auch saß auf den Früchten die emporgehobene Blumenkrone. Doch mag hier auch ein periodisches Öffnen und Schließen vorliegen, bei dem noch Fremdbestäubung eintritt. Die Hemmung bei den kleistogamen Blüten tritt übrigens auf sehr verschiedenen Stadien ein und scheint um so bedeutender zu sein, je tiefer die Stengelregion der Blüten ist, was wahrscheinlich durch Ernährungsverhältnisse, vielleicht durch den Einfluß des Lichts auf dieselben erklärt wird.

3. Ononis. Es wurden kleistogame Pflanzen bei Ononis alopecuroides gefunden, und zwar im September, nachdem die Pflanzen vorher chasmogam geblüht hatten. Die Blüten zeigten keine besonderen Reduktionserscheinungen. Zehn mit Endothecium und vier Pollensäcken versehene Antheren waren vorhanden, die sich normal öffneten.

Ononis columnae zeigt dagegen bedeutende Reduktionen. Die Kronblätter sind, wie auch Darwin[1]) angibt, in der Größe reduziert, farblos und verschließen die Blütenorgane. Auch hier ist, wie gewöhnlich, keine strenge Scheidung zwischen chasmogamer und kleistogamer Form möglich. So ist die Angabe Darwins, daß bei letzterer Form fünf Filamente keine Antheren besitzen, nur bedingt richtig. Das Androcoeum ist vielmehr bald mehr oder weniger reduziert, und zwar sind die kürzeren Staubfäden am meisten von der Reduktion betroffen, also die nach Analogie mit anderen Papilionaceen dem inneren zuletzt angelegten Kreise angehörigen. Diese haben oft ganz verkümmerte Antheren ohne Pollenkörner, oft sind nur in einem Fache solche vorhanden.

Alle Antheren haben nur zwei Pollensäcke, ein Endothecium und ihre Öffnungsstelle auf der dem Filamente abgewandten Seite, so daß auch hier wieder die vorderen Pollensäcke von der Reduktion betroffen sind. Dieselben sind auch bei der chasmogamen Form schwächer entwickelt (Fig. 19). Der Pollen gelangt durch die Öffnung auf die Narben, er scheint oft vor dem Herausfallen, jedenfalls schon in der Nähe der Antheren Pollenschläuche zu treiben; in diesem Falle verklebt er die Antheren mit der Narbe. Die Abwärtskrümmung des Stigmas, die von

1) Darwin, Die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der nämlichen Art.

Darwin als bedeutende Abweichung von der chasmogamen Blüte erwähnt wird, kann hier nicht als Hemmungsbildung erklärt werden, da sie in der jungen chasmogamen Blüte nicht zu sehen ist. Sie wird vielmehr durch andere Gründe bedingt. Die Narbe wird nämlich, solange der Griffel noch gerade gestreckt ist, durch die Pollenschläuche fixiert (Fig. 20), so daß sie fest mit den Antheren zusammenhängt; an dieser Fixierung können sich verschieden viele Staubfäden beteiligen. Bei einem Weiterwachsen des Griffels wird derselbe dann gezwungen, die erwähnte Krümmung auszuführen (Fig. 21). Dieselbe wird nur durch die Fixierung herbeigeführt, denn sie ist nicht konstant. Ich fand z. B. eine kleistogame Blüte mit gerade gestrecktem Griffel, der mit den Antheren nicht zusammenhing, dann Übergangsformen, die einen gestreckten Griffel hatten, an dessen Narben Antherenreste hingen. Der Griffel war hier jedenfalls zu kräftig, um von den Pollenschläuchen fixiert zu werden.

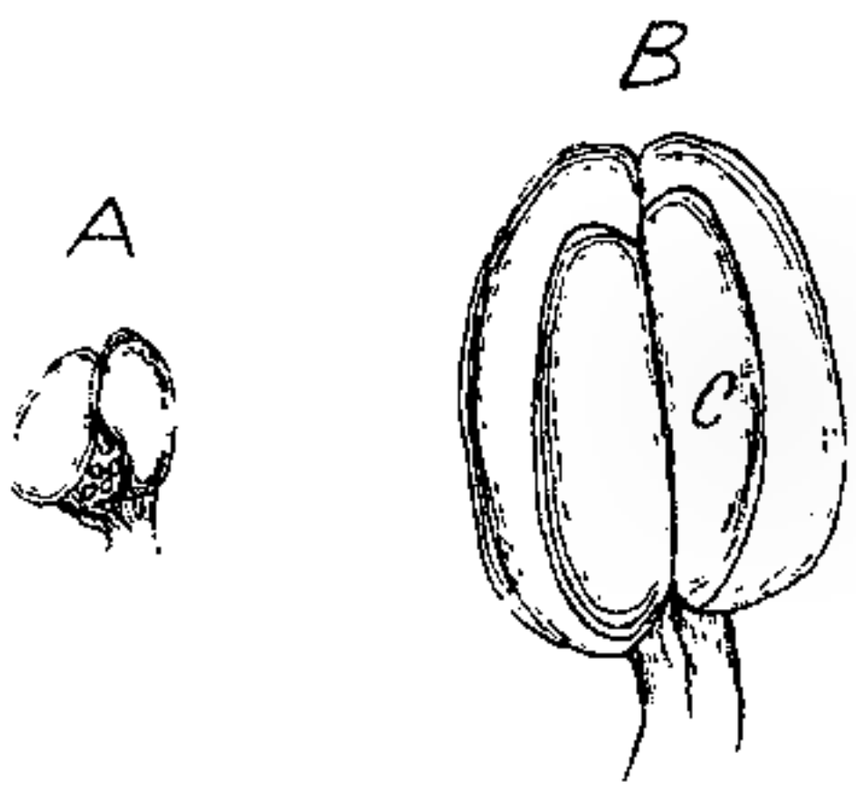


Fig 19. Ononis columnae. Antheren *A* einer kleistogamen Blute, *B* einer chasmogamen. *C* Vordere Pollensäcke der chasmogamen Form.

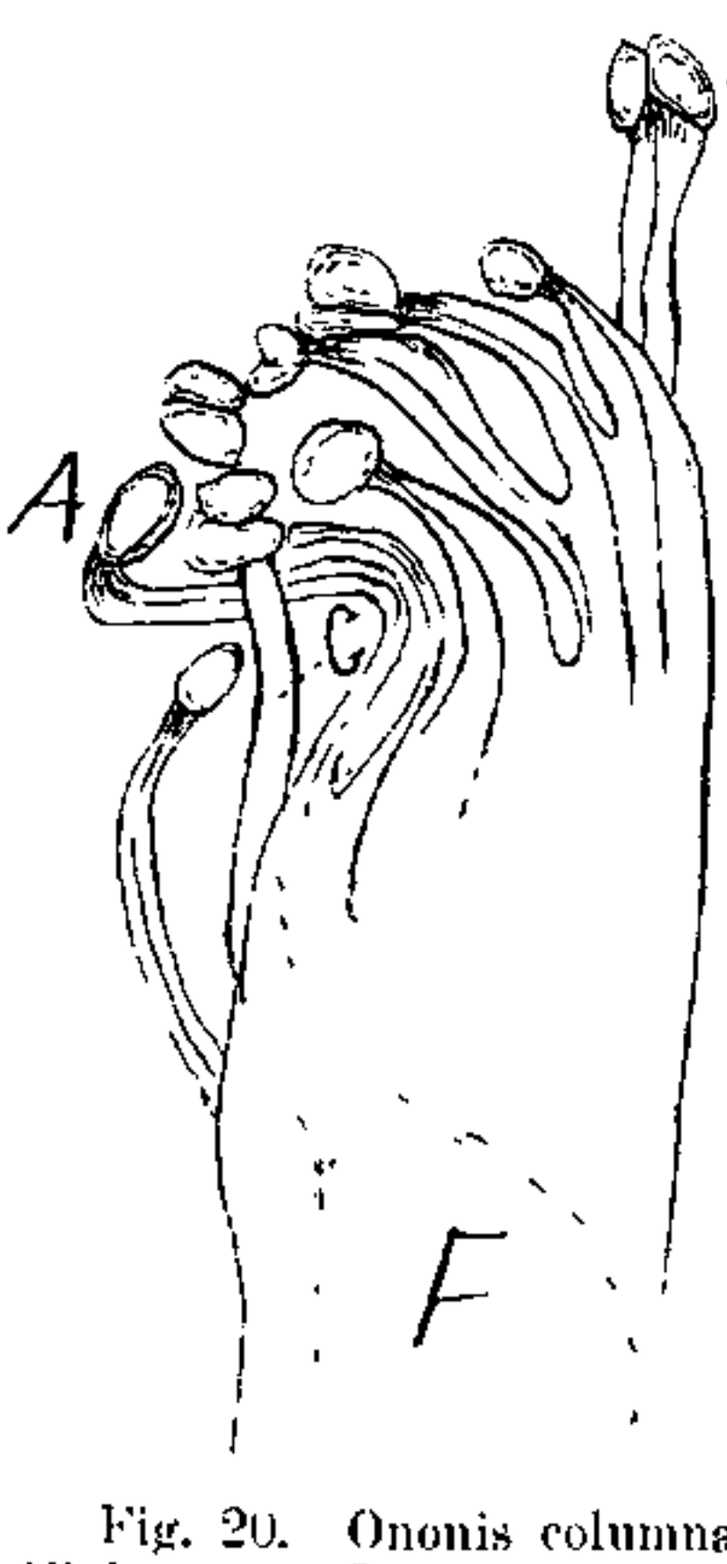


Fig. 20. Ononis columnae. Kleistogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Korolle. Der Griffel ist noch gerade gestreckt und wird soeben von den Antheren fixiert. *G* Griffel, *F* Fruchtknoten, *A* Antheren.

Von einer Anpassungserscheinung an die Kleistogamie kann also auch hier nicht die Rede sein.

Messungen ergaben folgende Größenunterschiede:

Chasmogame Blüte.

Antherenlänge = 0,625 mm.
Griffellänge = 7,5 mm,
Durchmesser der Pollenkörner = 25 μ.

Kleistogame Blüte.

Antherenlänge = 0,175 mm.
Griffellänge = 1,6 mm,
Durchmesser der Pollenkörner = 20 μ.

Die Zahl der Samen stimmte bei beiden Formen ziemlich überein.

Die Angaben von Hieronymus[1]) über Tephrosia heterantha Grisebach sollen noch zum Vergleich erwähnt werden. Ebenso wie bei Vicia amphicarpa und Amphicarpaea finden sich die kleistogamen Blüten in der unteren Region. Die Reduktion bezieht sich wie auch sonst hauptsächlich auf die Blumenkrone, das Androceum und das Ovar. Der epipetale Staubblattkreis fehlt. Die Anthere ist drei- bis viermal kleiner als bei der chasmogamen Form und besitzt nur wenige innerhalb der Anthere keimende Pollenkörner. Der Griffel ist auch hier herabgebogen, das Ovar besitzt nur zwei bis drei Samenanlagen.

Ein Vergleich aller soeben beschriebenen Papilionaceen zeigt, wie sehr innerhalb einer Familie der Grad der Reduktion variiert. Während bei Amphicarpaea die Hemmung außerordentlich früh eintritt -- es fehlt sogar das Endothecium bei den kleistogamen Blüten zeigt Ononis alopecuroides und die von Darwin erwähnte Latyrus nissolia keine Reduktionen, ausgenommen vielleicht in der Größe; sie sind wohl zu den von Goebel als induziert kleistogam bezeichneten Pflanzen zu rechnen.

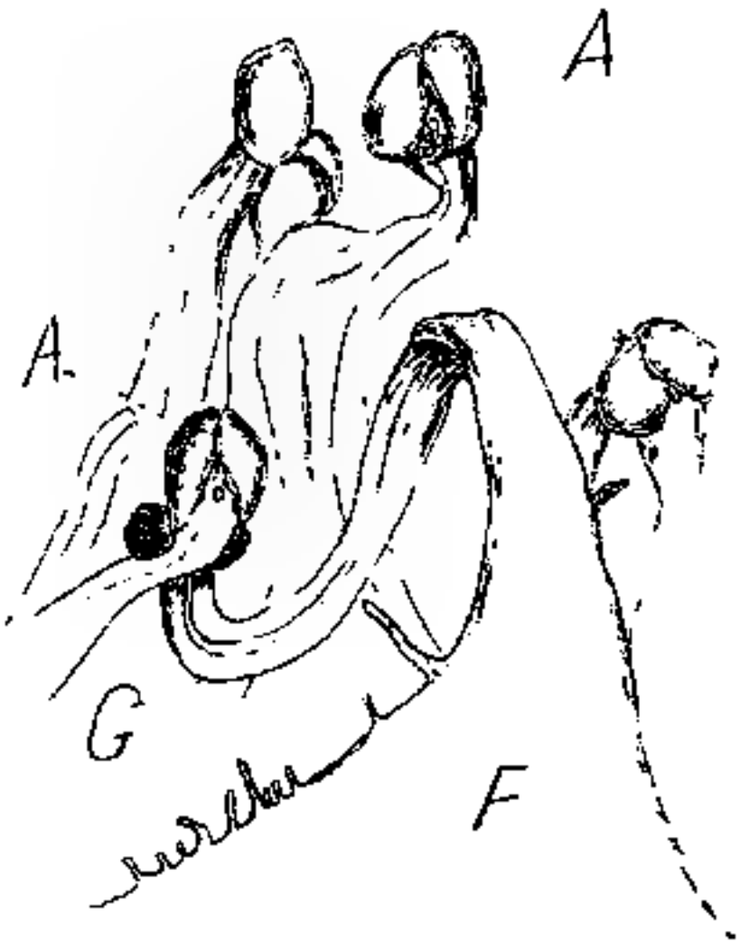


Fig. 21. Ononis columnae. Kleistogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Korolle. Der Griffel ist gewachsen und hat sich wegen der Fixierung herabbiegen müssen. *G* Griffel, *A* Anthere, *F* Fruchtknoten

Lythraceen.

Ammania latifolia. Das einzige hier im Gewächshaus aus Samen gezogene Exemplar dieser Pflanze bestätigt Koehnes[2]) Angabe, nach welcher viele Arten von Rotula, Ammania, Peplis, Nesea ausschließlich kleistogam blühen sollen. Es wurden auch hier nur kleistogame Blüten beobachtet, doch kann man aus dem Verhalten eines einzigen Exemplars wohl keine bestimmten Schlüsse ziehen, und es erscheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, durch längere Kultur der Pflanze unter bestimmten Bedingungen auch bei dieser Art chasmogame Blüten zu erzielen. Die kleistogame Form hat normale Antheren mit vier Pollensäcken, die sich öffnen und die Pollenkörner auf die Narben gelangen

1) Hieronymus, Jahresb. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1887, pag. 525--258.

2) Monographie von Koehne über Lythraceen (Englers Pflanzenreich), pag. 12. Freilich scheinen diese Angaben nach Koehne nur nach von Herbarmaterial gemacht worden zu sein.

lassen. Auch sonst scheinen keine Reduktionserscheinungen vorzuliegen, was ja aber nur durch den Vergleich mit der chasmogamen Form sicher festgestellt werden könnte. Es mag bei dieser Gelegenheit erwähnt werden, daß ich auch bei mehreren Exemplaren von Salvia cleistogama keine vollkommen geöffneten Blüten erzielen konnte. Von dieser Pflanze gibt Ascherson[1]) an, sie hätte während fünfjähriger Kultur nie geöffnete Blüten gezeigt. Nach Kuhn, der diese Angabe von Ascherson erwähnt, sollen später noch chasmogame Blüten aufgetreten sein. Diese Verhältnisse bedürfen jedenfalls noch näherer Untersuchung.

Polemoniaceen.

Collomia grandiflora. Es sind mehrere Collomia-Arten: „Collomia linearis, Collomia coccinea und Collomia grandiflora" mit kleistogamen Blüten von F. Ludwig[2]) und Sharlok[3]) beschrieben worden. Beide stimmen mit ihren Angaben, was Stellungsverhältnisse der verschiedenen Blütenformen bei Collomia grandiflora betrifft, nicht ganz überein. Ludwig schreibt z. B.: „Im Gegensatz zu vielen anderen Pflanzen mit kleistogamen Blüten treten die kurzlebigen großen chasmogamen Blüten überhaupt erst wochenlang nach den kleistogamen auf, zuweilen erst, wenn die letzteren schon reife Kapseln haben. Die ersten Blüten des zentrifugalen Blütenstandes sind stets kleistogam, erst die späteren, oft nur die an dem Rande des Köpfchens stehenden Blüten sind chasmogam." Sharlok dagegen gibt an: „Ich fand außer den großen, in der Mitte der meisten gipfelständigen Hauptköpfe sitzenden bekannten lachsfarbenen Blüten am Rande der gipfelständigen Köpfe und in den stengelständigen Seitenköpfen fast ausschließlich noch sehr kleine, äußerst unvollständig sich öffnende."

Mir stand lebendes Material von Collomia grandiflora zur Verfügung, und zwar waren an zwei verschiedenen Stellen im botanischen Garten Samen dieser Pflanze ausgesät worden. Diese verhielten sich hinsichtlich ihrer Blüten sehr verschieden. An der einen Stelle[4]) waren reichlich chasmogame Blüten vorhanden, und zwar waren die am Rande des in einem Viereck stehenden Pflanzenkomplexes sich befindlichen Exemplare die in dieser Hinsicht am meisten begünstigten: sie waren

1) Bot. Ztg. 1871, pag. 555.
2) Bot. Ztg. 1877, No. 44.
3) Bot. Ztg 1878, No. 41.
4) Herrn Dr Hegi verdanke ich die Angabe, daß an erstgenannter Stelle Collomia grandiflora erst seit wenigen Jahren kultiviert wird, während dies an der anderen schon seit vielen Jahren der Fall ist, ein weiterer Beweis dafür, daß Ernährungsverhältnisse hier bedingend wirkten.

auch durchgehend höher und kräftiger entwickelt als die in der Mitte stehenden, was wohl durch die verschiedene Lichtintensität und die damit zusammenhängenden Ernährungsverhältnisse bedingt war. An der anderen sah man vorwiegend kleistogame Blüten. Daß auch hier Ernährungsverhältnisse eine Rolle spielten, konnte man durch einen Vergleich mit den übrigen hier wachsenden Pflanzen erkennen. Es waren nämlich in der Nähe der beiden angegebenen Stellen auch Exemplare von Vicia amphicarpa vorhanden, und auch diese waren an dem erstgenannten Orte viel kräftiger entwickelt und blühten viel reichlicher als an dem anderen.

Was nun die Zeit des Auftretens beider Blütenformen anbetrifft, so stimmten meine Beobachtungen mit den Angaben Ludwigs nicht ganz überein. Ich fand z. B. am 12. Juli 1906 sich öffnende Knospen in der Mitte eines an der Hauptachse stehenden Blütenköpfchens, während an den Seitenachsen zur selben Zeit kleistogame Blüten vorhanden waren. Diese letzteren entwickeln sich und reifen dann freilich viel schneller, so daß man vielfach schon ganz große Früchte der kleistogamen Form findet, während die chasmogamen Exemplare noch blühen. Wie Sharlok angibt, fand ich die Blüten der stengelständigen Seitenköpfe meistens kleistogam; die chasmogamen Blüten scheinen auf die Hauptköpfe beschränkt, welche ja auch offenbar die am besten ernährten sind. Die Stellungsverhältnisse der chasmogamen und kleistogamen Blüten an den Köpfchen selbst schwanken: es kam vor, daß chasmogame Blüten die Mitte des Köpfchens einnehmen, wie Sharlok angibt, meistens aber fand ich in der Mitte kleistogame Blüten. Bei einer genaueren Zählung eines fast ausschließlich chasmogam blühenden Köpfchens waren z. B. in der Mitte sechs kleistogame Exemplare, welche schon Früchte hatten; es wurden hier auch Übergangsbildungen beobachtet, nämlich geöffnete, schon bestäubte Blüten, deren Länge ungefähr um die Hälfte reduziert war.

An einem anderen Köpfchen sah man in der Mitte zuerst die typisch kleistogamen Blüten mit ungefärbter Korolle, etwas weiter dem Rande zu wurden die Korollen größer und gefärbt, doch öffneten sie sich nur unvollständig, noch weiter nach außen sah man die chasmogamen großen Blüten sich öffnen. Daß die randständigen Blüten kleistogam waren, wie Sharlok angibt, habe ich nicht gesehen. Jedenfalls geht aus diesen Angaben und Beobachtungen hervor, daß die zwischen den mittleren und randständigen Blüten stehenden Exemplare, deren Auftreten ja auch zeitlich zwischen das der beiden anderen fällt, hinsichtlich der Blüte die am meisten begünstigten sind. Die Zeit ihres

Auftretens bezeichnet ja auch den Höhepunkt der Blütenperiode, denn hier wirkt, wie bei den mittleren ersten Blüten, weder Korrelation mit dem vegetativen Wachstum mehr ein, noch wie bei den randständigen Korrelation mit den schon abgeblühten fruchtansetzenden Exemplaren.

Der Verschluß der kleistogamen Blüte wird hier nicht, wie bei vielen der vorher beschriebenen Arten, durch die Kelchblätter vollzogen, sondern die Blumenkrone ist allein beteiligt; auch ist derselbe nicht in allen Fällen ein absoluter. Die Kelchblätter sind ungefähr so groß wie bei der chasmogamen Form. Die Korolle sitzt tief im Kelche versteckt. Sie ist sehr klein, acht- bis neunmal kürzer als die der chasmogamen Blüte und ziemlich farblos. Die Bestäubung findet statt, nicht wie Sharlok angibt, während die Narbe gegen die eingeschlossenen Staubbeutel anwächst; vielmehr ist der Griffel schon vor der Reife des Pollens den Staubfäden im Wachstum voraus; die Antheren werden dann, während die Filamente sich strecken, durch die Hemmung der geschlossenen Blumenkrone an die Narben gedrängt. Sie öffnen sich, und der Pollen bleibt an den Papillen hängen (Fig. 22); nirgends sind hier innerhalb der Anthere sich bildende Schläuche beobachtet worden. Das Endothecium ist gut entwickelt. Die Größe der Antheren variiert. Die größten sind ungefähr zweieinhalb- bis dreimal kürzer als bei der chasmogamen Form. Jede Anthere hat nur zwei normal ausgebildete Pollensäcke; die anderen beiden sind aber noch als kleine Auswüchse zu erkennen, und man sieht, daß dies die inneren und zugleich die bei der Anthere der chasmogamen Form am schwächsten entwickelten sind (Fig. 23). Die Größe der Pollenkörner beider Formen differiert nur wenig, variiert bei kleistogamen wie chasmogamen Blüten zwischen 40 und 50 μ. Die Zahlenunterschiede sind dagegen beträchtlich, was ja schon die Größendifferenz der Antheren bedingt. Ein Unterschied beider Blütenformen besteht in der Insertion der Filamente.

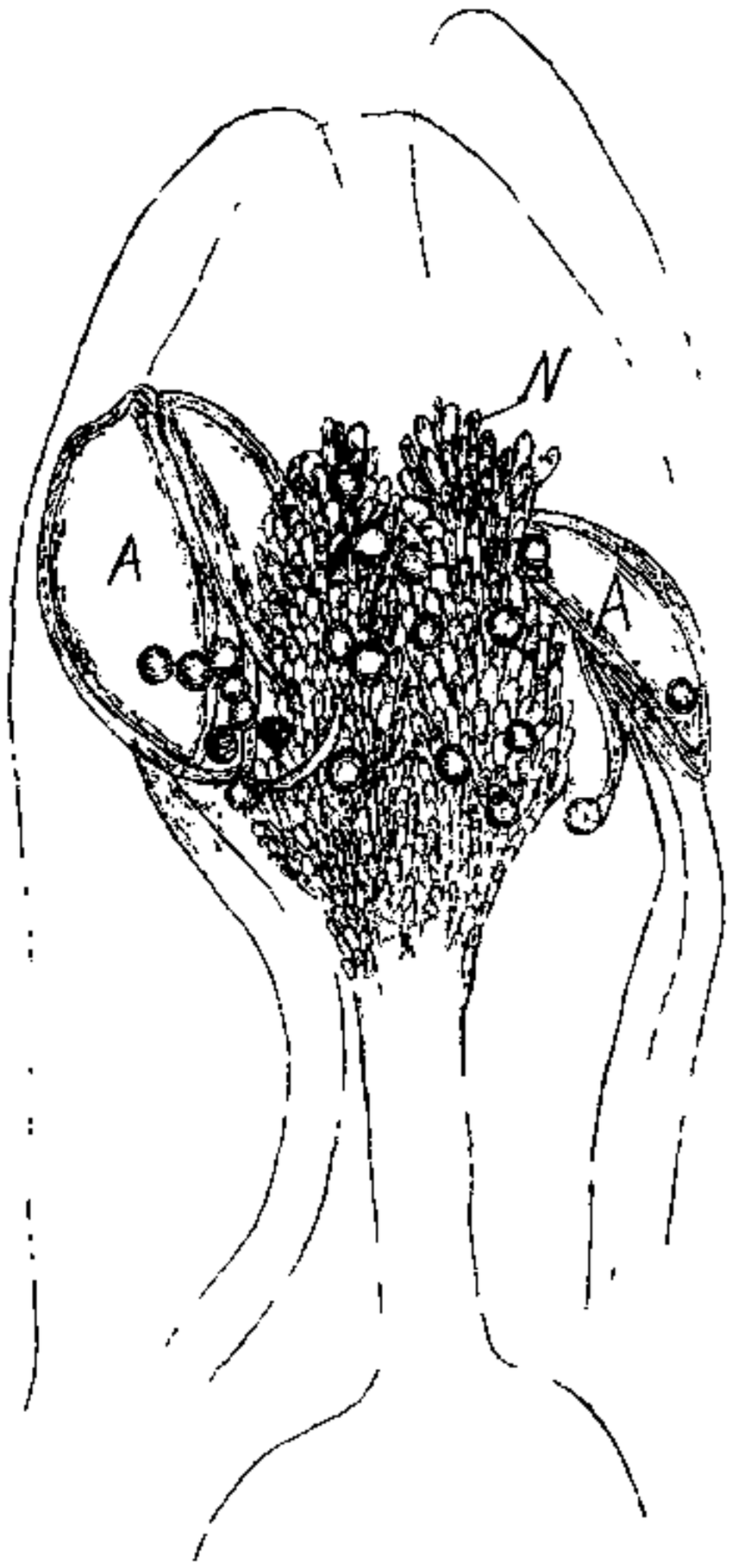


Fig. 22. Collomia grandiflora. Kleistogame Blute im Längsschnitt. *A* Antheren, *N* Narben.

Diese liegt bei den Staubfäden einer chasmogamen Blüte verschieden hoch, bei denjenigen der kleistogamen Blüte dagegen auf gleicher Höhe. Daß auch hier eine Hemmungsbildung vorliegt, zeigt der Vergleich mit einem jungen chasmogamen Exemplare. Der Griffel der chasmogamen Form ist $8^1{}_2$- bis $8^3{}_4$ mal länger als derjenige der kleistogamen Blüte. In der Ausbildung der Narben und Papillen ist keine besondere Differenz zu erkennen.

Die Befruchtungsvorgänge bei den kleistogamen Blüten wurden näher untersucht. Auch hier liegt, wie bei Viola und Halimium, weder Parthenogenesis noch Nucellarembryonie vor. Der Pollenschlauch ge-

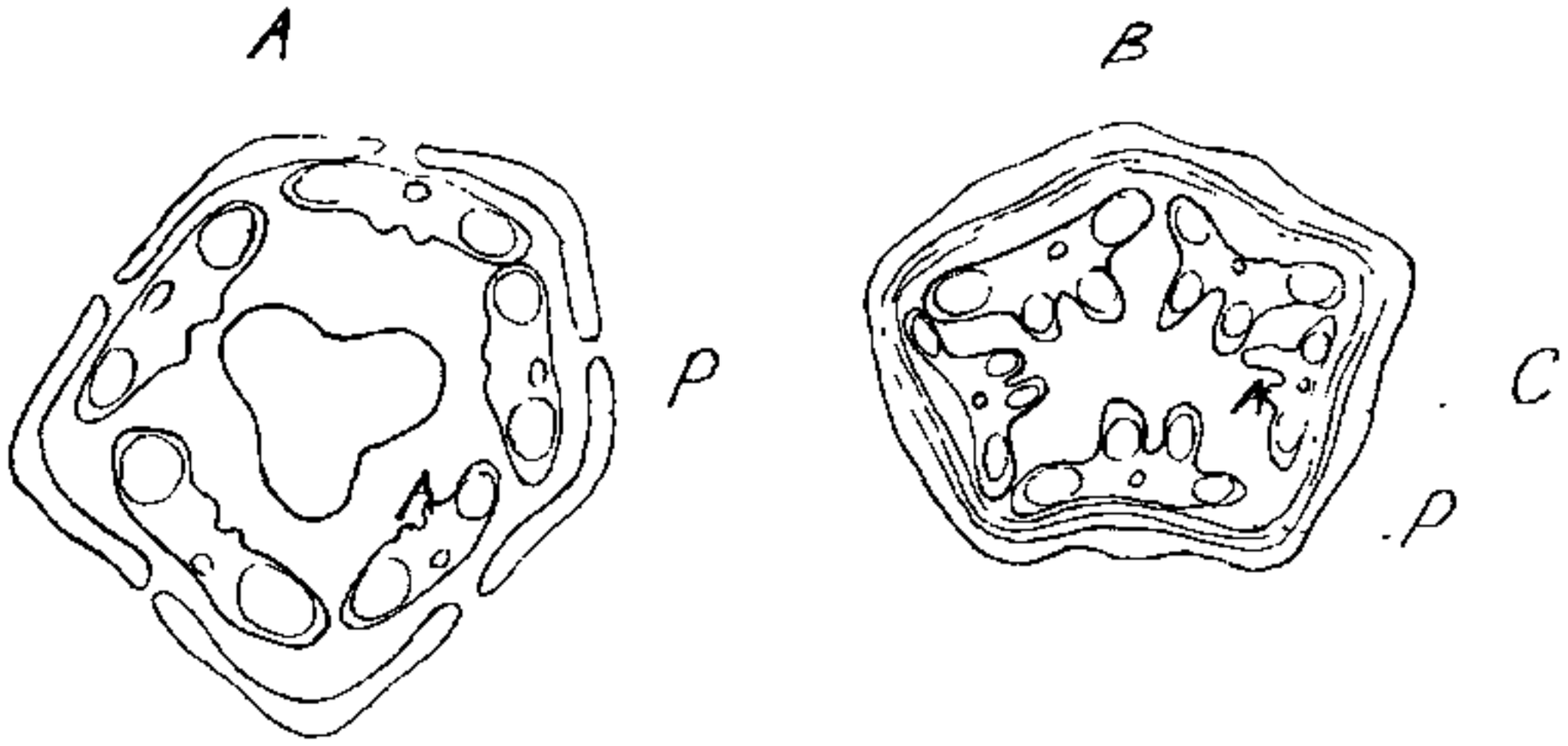


Fig. 23. Collomia grandiflora. Querschnitte durch Blüten; man sieht, daß die vorderen Pollensäcke reduziert werden. A Kleistogame Blüte, B chasmogame. *A* Vordere Pollensäcke, *P* Blumenkrone, *C* Kelch.

langt von den Narben aus durch das Leitungsgewebe des Griffels und der bei Collomia vorhandenen placentaren Auswüchse in die Höhlung des Fruchtknotens, kriecht an der Außenseite der Samenanlagen entlang und dringt durch die zusammengedrängten Zellschichten, welche die im jungen Zustand vorhandene, später aber verwachsene Mikropyle auskleiden, bis zum Eiapparat vor.

Scrophulariaceen.

Vandellia nummularifolia. Über die Kleistogamie von Vandellia finden wir Angaben von Kuhn[1]) und Darwin[2]). Kuhn meint, Vandellia nummularifolia sei die sterile chasmogame Form von Vandellia sessiflora; erstere blüht nach seinen Angaben meistens chasmogam, letztere fast ausschließlich mit oberirdischen und unterirdischen kleisto-

1) Kuhn, Einige Bemerkungen über Vandellia und den Blütendimorphismus Bot. Ztg. 1867, pag. 65.

2) A. a. O.

gamen Blüten. Diese Identität der Arten scheint aber nach seinen eigenen Angaben und auch nach meinen Untersuchungen nicht richtig, denn das Stigma von Vandellia sessiflora soll nach Kuhn kreiselförmig sein, dasjenige von Vandellia nummularifolia dagegen zweilappig, so daß doch wohl zwei verschiedene Formen bei seinen Untersuchungen vorlagen. Ich fand an dem mir aus Kalkutta gesandten, mit Vandellia nummularifolia bezeichneten Material, das ich der Freundlichkeit des Herrn A. Gage verdanke, bei chasmogamen wie kleistogamen Blüten ein zweilappiges Stigma. Was Darwins Untersuchungen anbetrifft, so erwähnt er nur Vandellia nummularifolia und beschreibt die chasmogame wie die kleistogame Form: die erstere soll meistens vor der kleistogamen, doch auch zuweilen gleichzeitig mit ihr auftreten. Über Stellungsverhältnisse gibt Darwin nichts an. Auch ich kann leider nichts darüber sagen, da die mir gesandten Blüten abgeschnitten waren.

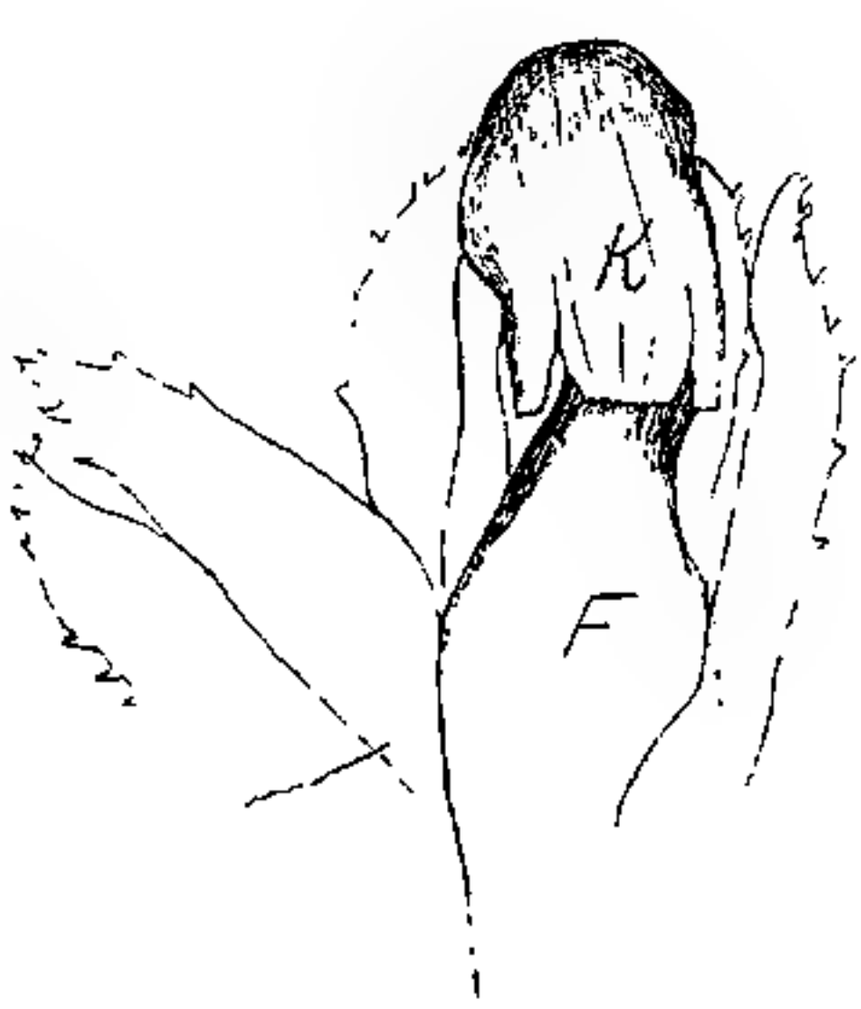


Fig. 24. Vandellia nummularifolia. Kleistogam entstandene Frucht mit emporgehobener Korolle. *F* Fruchtknoten, *K* Korolle.

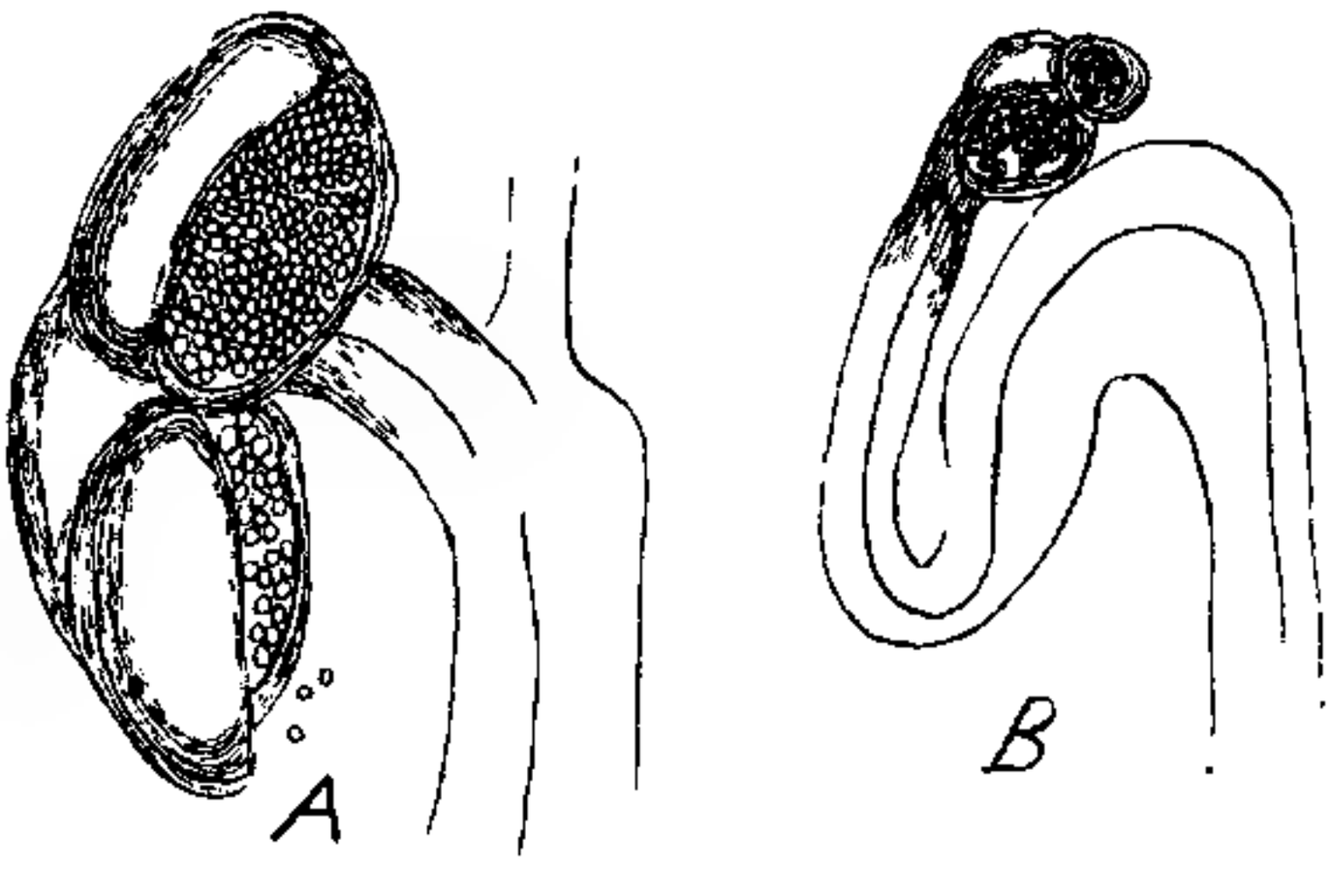


Fig. 25. Vandellia nummularifolia. *A* Große Anthere einer chasmogamen Blute, *B* kleinere vordere Anthere einer chasmogamen Blute. (Beide mit derselben Vergrößerung gezeichnet.)

Die Reduktionserscheinungen beziehen sich hauptsächlich auf Größenverhältnisse, doch kommt es auch vor, daß die Zahl der Antheren reduziert ist. Zahlenunterschiede des Kelches und der Blumenkrone wurden nicht gefunden. Der Kelch ist gar nicht oder nur wenig geöffnet, die Korolle ist, wie auch Darwin angibt, klein, farblos und wird durch die reifende Frucht emporgehoben (Fig. 24). In der chasmogamen Blüte sieht man vier Staubfäden; davon haben zwei kräftig entwickelte Antheren, bei den anderen, und zwar sind dies die vorderen, mit Anhängseln ver-

sehenen, sind die Antheren viel kleiner, oft mehr oder weniger reduziert (Fig. 25 *A* und *B*). Diese letzteren fehlen, wie voraus zu sehen, manchmal bei der kleistogamen Form. Erwähnt werden soll noch, daß auch bei den normalen Blüten in der Ausbildung der Narben und der beiden Fruchtfächer Größenunterschiede bestehen; die vordere Seite ist

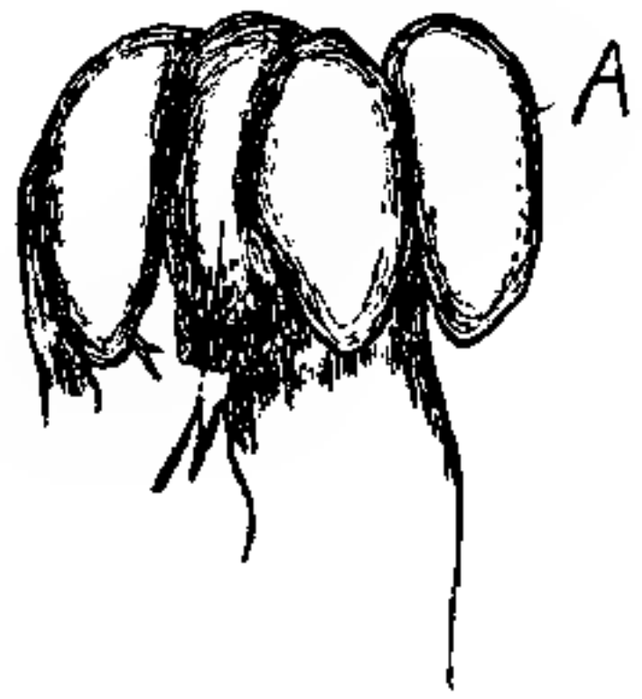


Fig. 26. Vandellia nummularifolia. Kleistogame Blüte nach Entfernung von Kelch und Korolle. Die Antheren sind durch die Narben, die nach einer Seite herabgebogen sind, fixiert. *A* Antheren, *N* Narben.

die geförderte, also die den beiden reduzierten Antheren zugewandte. Es scheint also hier, wie auch sonst häufig der Fall, die Förderung der einzelnen Teile umzuschlagen. Die meisten von mir untersuchten kleistogamen Blüten hatten vier Antheren. doch fand ich auch solche mit nur zwei Antheren, und, wie schon erwähnt, sind dies die hinteren: von den anderen beiden sieht man auf Fig. 27 *A* die Rudimente der Filamente. Alle Antheren haben vier Pollensäcke. Es kommt vor, daß die Narbenlappen des Griffels sich nach zwei Richtungen ausbreiten, doch häufig biegen beide sich nach der vorderen Seite herab (Fig. 26), so daß die längere Narbe nach innen, die kürzere nach außen liegt. Das Verschwinden der Staubfäden auf dieser Seite ist also im allgemeinen nicht zweckmäßig; doch kann die Bestäubung trotzdem stattfinden, denn wahrscheinlich

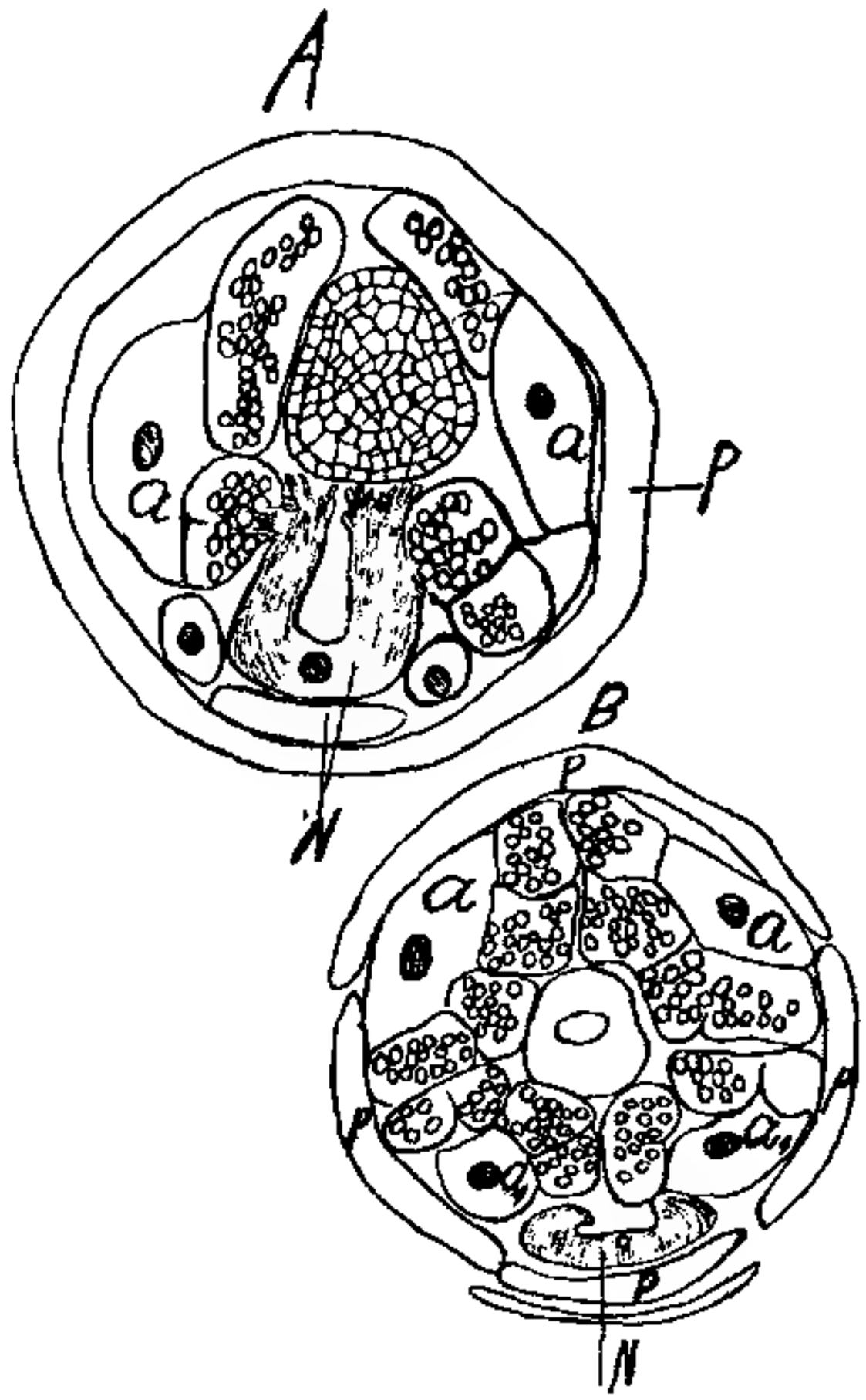


Fig. 27. Vandellia nummularifolia. Querschnitte durch Blüten. *A* Von einer typisch kleistogamen, *B* von einer Übergangsform. *P* Kronblätter, *a* die größeren auch bei der kleistogamen Blüte entwickelten Antheren; a_1 die kleineren vorderen bei der kleistogamen Blüte rudimentären Antheren, *N* Narben, *P* Blumenkrone.

durch den engen Hohlraum der Blüte veranlaßt, werden die beiden Antheren ein wenig nach der vorderen Seite gebogen, so daß die eine Antherenhälfte an die eingeschlagenen Ränder der nach innen liegenden Narbe gedrängt wird (Fig. 27 *A* und *B*). Leider hatte ich nicht genug Blüten mit nur zwei Antheren, um diese Verhältnisse genauer zu untersuchen. Aus den sich öffnenden, mit Endothecium versehenen Pollensäcken treiben die Pollenkörner ihre Schläuche in dichten Strängen auf die Narbenpapillen. Daß in dem Einschlagen der seitlichen Ränder der Narbe keine Anpassungserscheinungen zu sehen sind, lehrt der vollentwickelte Griffel der chasmogamen Form, bei dem die Narbenränder sich ebenfalls nach innen einbiegen, wenn auch nicht in dem Maße wie bei der kleistogamen Blüte. Dies scheint mir dadurch erklärt zu werden, daß die Narbe bei letzterer sehr gut entwickelt und fast gar nicht von der Hemmung betroffen wird. In der geschlossenenen Blumenkrone werden die Narbenränder dann gezwungen, sich weit nach innen zu biegen, während dies in der Knospe der chasmogamen Form nicht der Fall sein kann, weil hier die Narbenlappen noch sehr wenig entwickelt sind.

Auch bei dieser Art findet man alle möglichen Übergangsformen. Messungen der Größenunterschiede führten zu folgenden Resultaten:

Chasmogame Blüte:

Länge der Kelchblätter	= 4 mm,
Länge der großen Antheren	= 0,675 mm,
Länge der kleinen Antheren	= 0,375 mm,
Filamentlänge der großen Antheren	= 1,3 mm,
Filamentlänge der kleinen Antheren	= 3,5 –4 mm,
Länge des Griffels	= 5 mm,
Durchmesser der Pollenkörner	= 20—22 μ.

Kleistogame Blüte:

Länge der Kelchblätter	= 2,5 mm,
Länge der Antheren	= 0,35 mm,
Filamentlänge	= 0,25 mm,
Länge des Griffels	= 0,825 mm.
Durchmesser der Pollenkörner	= 20 μ.

Darwin gibt gelegentliche Autogamie der chasmogamen Blüten an.

Über die Samenbildung findet man bei ihm folgende Zahlenangaben: 15 von kleistogamen Blüten produzierte Kapseln hatten im Mittel 64,2 Samenanlagen; das Maximum war 87; 20 von sehr gedrängt wachsenden Pflanzen hatten durchschnittlich nur 48 Samen. 16 von

chasmogamen Blüten durch Kreuzbefruchtung entstandene Kapseln hatten im Durchschnitt 93 Samen, das Maximum betrug 135. 16 an selbstbefruchteten Blüten entstandene Früchte hatten einen Durchschnitt von 62 Samen, ein Maximum von 135. Die Zahl der Samen ist also auch hier im ganzen bei der chasmogamen Form größer als bei der kleistogamen.

Acanthaceen.

Im Oktober wurden kleistogame Blüten bei Dipteracanthus Schauerianus beobachtet. Später, im November, traten auch einzelne chasmogame auf. Die ersteren unterscheiden sich von den normalen nur durch die Größe der einzelnen Organe und durch das Geschlossenbleiben der Korolle; diese Art ist wohl ebenso wie die später zu erwähnende Blechum Brownii und Ruellia solitaria zu den von Goebel als induziert kleistogam bezeichneten zu rechnen, obgleich zwischen diesen und den „habituell kleistogamen" natürlich keine scharfe Grenze zu ziehen ist. Messungen bei Dipteracanthus Schauerianus führten zu folgenden Resultaten: Vier kleistogame Blüten wurden gemessen; ihre Längen betrugen 1,2 cm, 1,3 cm, 2 cm, 1,8 cm. Zwei chasmogame Blüten mit Einsschluß der Blumenblattzipfel waren 3,5 und 3,6 cm lang. Die Länge der Staubfäden mit Einschluß der Antheren beträgt bei der chasmogamen Form 9 mm und 7,5 mm; die erstere Angabe bezieht sich auf die langen Filamente, die letztere auf die kürzeren; bei der kleistogamen Blüte sind erstere 6, letztere $4^1/_2$ mm lang.

Auch die kleistogamen Blüten von Blechum Brownii und von Ruellia solitaria, die beide in einem der hiesigen Gewächshäuser beobachtet wurden, wiesen keine besonderen Reduktionserscheinungen auf.

Es mag bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen werden, daß Goebel[1]) auch bei einigen Utriculariaceen, z. B. Utricularia subulata, clandestina Nutt. und Utricularia elachista Kleistogamie erwähnt.

Rubiaceen.

Houstonia. Die Kleistogamie bei Houstonia-Arten, einer kleinen in Amerika heimischen Rubiaceengattung, findet sich in der Literatur nicht angegeben und scheint bis jetzt nicht beachtet worden zu sein. Es wurden zwei kleine, sehr schwächlich aussehende Exemplare von aus Amerika stammendem Samen gezogen, der als Houstonia caerulea bestimmt war, und den Herr Prof. Goebel mir freundlicher Weise zur Verfügung stellte. Außerdem ließ man einige schon blühende Pflanzen aus Lindau von Sündermann schicken. Bei den ersteren sah ich die

1) Goebel, Morphologische und biol. Studien 1890, Bd. II, pag. 76. Nach mündlichen Angaben kommt auch bei Utricularia bifida Kleistogamie vor.

ersten kleistogamen Blüten und Früchte am 11. Mai. Diese Pflanzen blühten überhaupt nicht chasmogam; sie gingen bald, nachdem sie mehrere Blüten und Früchte getragen hatten, zugrunde, was bei ihrem schwächlichen Aussehen zu erwarten war. Die anderen chasmogam blühenden Exemplare trugen dagegen keine kleistogamen Blüten. Ein Vergleich beider Pflanzen ergab aber, daß sie wahrscheinlich nicht derselben Art angehörten. Die aus dem Samen gezogenen Pflänzchen bestimmte ich als Houstonia minor, während die chasmogam blühenden wirklich zu Houstonia caerulea gehörten. Wenn Darwin die Kleistogamie bei Houstonia gekannt hätte, so würde er sie jedenfalls auch als einen der schlagendsten Beweise für seine Theorie der Anpassungen angeführt haben. Sie besitzt nämlich ebenso wie die später zu erwähnende Specularia perfoliata jene eigentümlich gebildete Blumen-

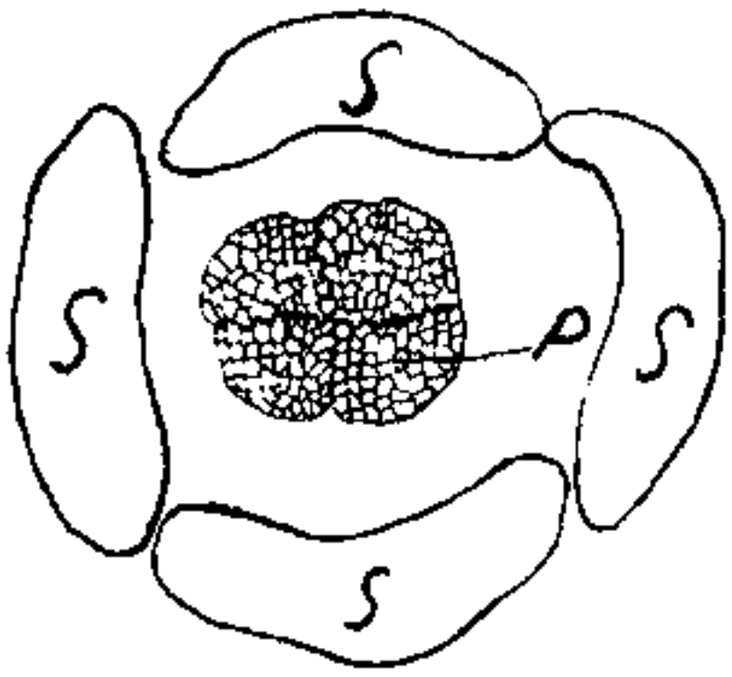


Fig. 28. Houstonia caerulea. Querschnitt durch eine kleistogame Blüte, welcher die Verzahnung der Kronblattzipfel zeigt. *S* Kelchblätter, *P* Blumenkrone.

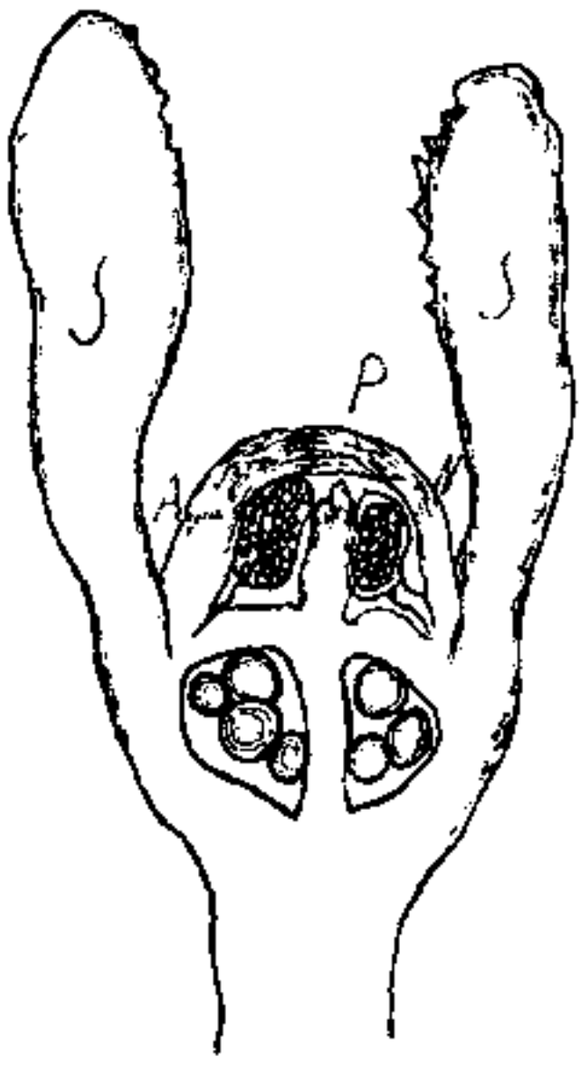


Fig. 29. Houstonia minor. Längsschnitt durch eine kleistogame Blüte. *S* Kelchblätter, *P* Korolle, *A* Antheren, *N* Narben.

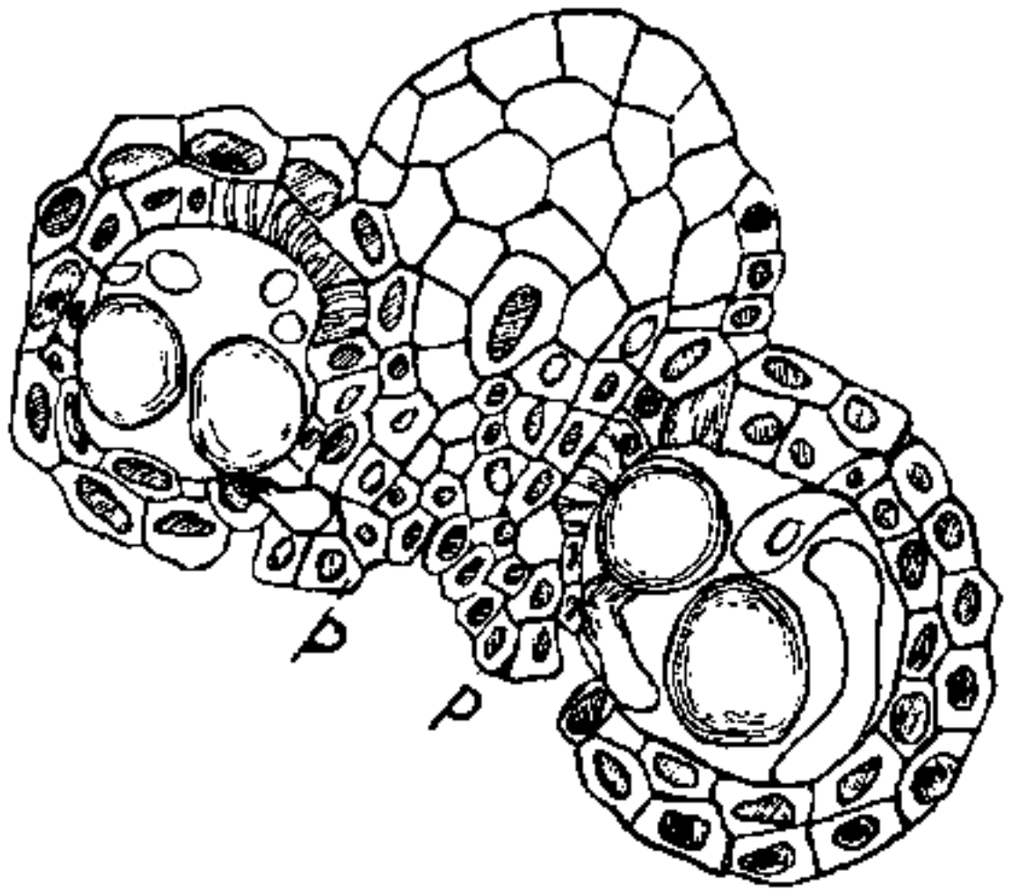


Fig. 30. Houstonia minor. Querschnitt durch die Anthere einer kleistogamen Blüte. *P* Die vorderen rudimentären Pollensäcke. Der Pollenschlauch links wächst durch das Gewebe der rudimentären Pollensäcke und scheint durch eine der Zellen hindurchzudringen. Rechts sieht man besonders klar die Resorption der Zellen an der normalen Öffnungsstelle.

krone, die, wie Darwin[1]) sagt, in Form einer Trommel die Blütenorgane verschließt, ohne eine Öffnung zu lassen. Es ist hier wie dort

[1]) a. a. O.

eine den Blütenschluß bedingende Zellnaht vorhanden (Fig. 28). Daß diese Einrichtung sich auch bei der jungen chasmogamen Blüte findet, braucht kaum noch erwähnt zu werden. Wie bei Collomia und Specularia ist der Kelch am Verschluß nicht beteiligt; die Kelchblätter sind groß und weit abstehend. Die Korolle ist dagegen klein und farblos (Fig. 29). Es sind vier Antheren, wie bei der normalen Blüte. vorhanden. einmal fand ich nur drei. Die Antheren haben nur zwei Pollensäcke; die inneren sind häufig als kleine Höcker vorhanden (Fig. 30); also trifft die Reduktion auch hier die vordere Seite. Die Zahl der Pollenkörner in den kleistogamen Blüten ist außerordentlich gering: in einer Anthere waren 24, nämlich in einem Fache zwei Pollentetraden, im anderen vier. Erstere Reduktion wird nur noch bei Gräsern und durch die von Goebel[1]) für Cardamine chenopodifolia angegebene übertroffen. Dieselben Zahlenverhältnisse fand ich noch in einer anderen Anthere. Zählungen bei den chasmogamen Blüten von Houstonia caerulea ergaben dagegen in einem Pollenfach ungefähr 250, im anderen 220 Körner; da dies die beiden vorderen, kleineren Fächer waren, so sind etwa 1000—1100 Körner in jeder Anthere. Das Endothecium ist bei den kleistogamen Blüten sehr schwach und nur eine kurze Strecke auf der nach außen gekehrten Seite der Antheren entwickelt; um so stärker ausgebildet wird es, je mehr es sich dem Scheitel nähert. Die Pollenkörner treiben innerhalb der Anthere Schläuche von beträchtlicher Größe. Diese dringen entweder an der normalen Öffnungsstelle hindurch. Es findet dann an dieser Stelle eine Resorption der Zellen statt, so daß in den meisten Fällen nur eine dünne Zellhaut übrig bleibt, welche der Pollenschlauch durchbohren muß. Die Schläuche durchwachsen aber auch größere Gewebestrecken: sie dringen durch das Gewebe der rudimentären Pollensäcke oder kommen an der Höhlung des Scheitels hervor. Man kann hier meistens ein Auseinanderdrängen der Zellwände beobachten, doch scheinen die Pollenschläuche auch in das Innere der Zellen einzudringen (Fig. 30). Da die Antheren den Narben dicht anliegen, haben die Schläuche nur einen geringen Weg zurückzulegen.

Obgleich die untersuchten chasmogamen und kleistogamen Blüten nicht derselben Art angehören, sollen doch die Größenunterschiede beider angegeben werden, denn die mir vorliegenden Abbildungen zeigten, daß die chasmogamen Blüten beider Arten ziemlich gleich groß sind. Es wurden folgende Resultate gefunden:

[1]) Goebel, a. a. O., pag. 747.

	Chasmogame Blüte.	Kleistogame Blüte.
Länge der Kronblätter	= 4,5—5 mm	= 0,425 mm
Länge der Griffel Fig. 31)	I. = 2,70 mm II. = 4,3 mm	= 0,15 mm
Länge der Antheren	= 1,2 mm	= 0,2 mm
Durchmesser der Pollenkörner	= 22 29 μ	= 13—20 μ (Fig. 32).

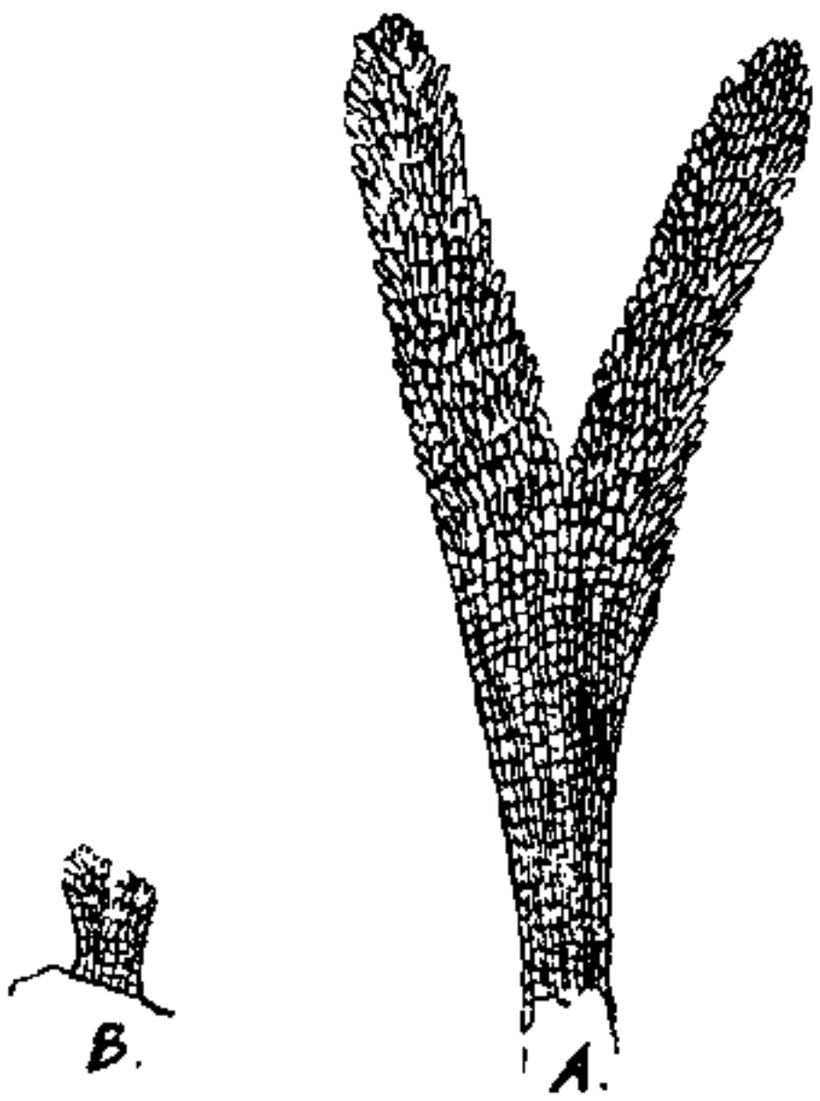


Fig 31. Houstonia caerulea. *A* Griffel einer chasmogamen, *B* einer kleistogamen Blüte. (Mit derselben Vergrößerung gezeichnet)

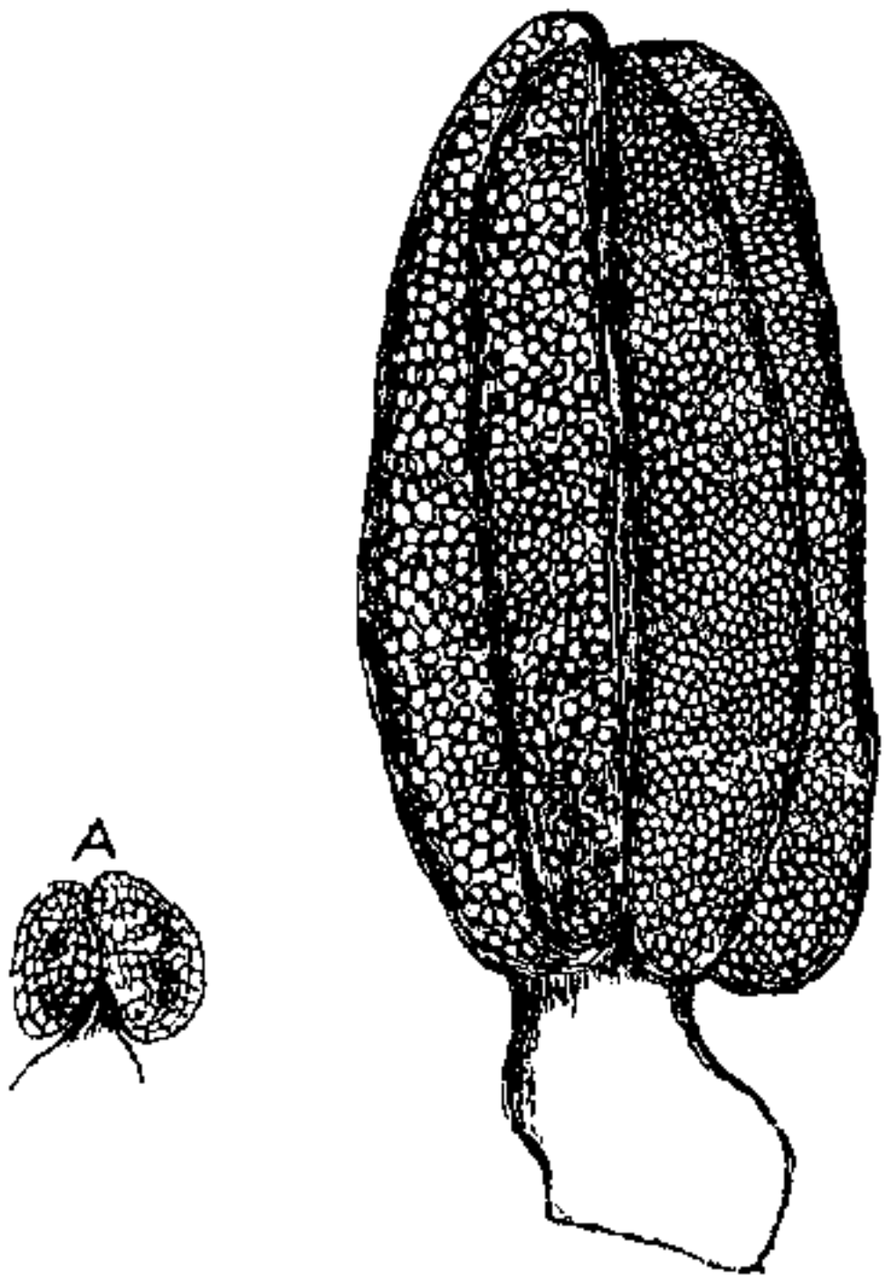


Fig. 32. Houstonia caerulea. *A* Anthere einer kleistogamen, *B* einer chasmogamen Blüte. (Mit derselben Vergrößerung gezeichnet.)

Ein Vergleich der Größe und Zahl der Samen führte zu folgenden Resultaten:

Chasmogame Blüte.

A. Eine Frucht mit 10 Samen.
Drei Samen wurden gemessen.
I. D. = 0,5 mm
II. D. = 0,55 mm
III. D. = 0,6 mm.

B. Eine Frucht mit 20 Samen.
Sechs Samen wurden gemessen.
I. D. = 0,6 mm
II. D. = 0,65 mm
III. D. = 0,6 mm
IV. D. = 0,5 mm
V. D. = 0,59 mm
VI. D. = 0,58 mm.

Kleistogame Blüte.

A. Eine Frucht mit 10 Samen.
Zwei Samen wurden gemessen.
I. D. = 0,9 mm
II. D. = 0,9 mm.

B. Eine Frucht mit acht Samen.
Vier Samen wurden gemessen.
I. D. = 0,6 mm
II. D. = 0,575 mm
III. D. = 0,625 mm
IV. D. = 0,6 mm.

Chasmogame Blüte.

C. Eine Frucht mit acht Samen.

Vier Samen wurden gemessen.

I. D. = 0,75 mm
II. D. = 0,71 mm
III. D. = 0,65 mm
IV. D. = 0,62 mm.

Aus obigen Angaben geht hervor, daß die Zahlen- und Größenverhältnisse sehr variieren. Auffallend ist die bedeutende Größe bei den Samen der zuerst angeführten Frucht einer kleistogamen Blüte. Daß hier die schon früher besprochenen Korrelationsverhältnisse Einfluß hatten, ist meiner Ansicht nach sicher. Ich hatte nämlich an der kleistogam blühenden Pflanze fast alle Blüten für meine Untersuchungen entfernt, so daß sich zu gleicher Zeit nur wenige Früchte ausbildeten; hier waren natürlich die Nährstoffe, die dem Samen zuströmten, reichlicher als bei den chasmogam blühenden Pflanzen, die viel mehr Blüten und Früchte hatten. Ein Vergleich der beiden später gesammelten Früchte mit acht Samen zeigt auch, daß die Samen der chasmogamen Blüte etwas größer sind als die der kleistogamen.

Die chasmogamen Blüten von Houstonia sind heterostyl, wie schon aus der doppelten Zahl für die Griffellänge hervorging. Der Fruchtansatz war ziemlich reichlich. Ich bezeichnete vier Blüten und schützte sie vor dem Eindringen von Insekten durch eine Glasglocke; eine von ihnen setzte Frucht an. Vielleicht kommt bei den kurzgriffligen Formen Autogamie vor: doch es erscheint mir zweifelhaft, da ich den Versuch wiederholte und kein Fruchtansatz eintrat. Jedenfalls müssen noch mehr Experimente gemacht werden, um die Frage der Autogamie mit Sicherheit zu beantworten.

Campanulaceen.

Specularia perfoliata. Ich habe lebendes Material dieser Pflanze während zweier Sommer zur Verfügung gehabt. Im ersten Jahre traten nur kleistogame Blüten auf. Im zweiten wurden Samen und Blüten mit Regenwasser begossen, um sie vor der etwa hemmenden Wirkung des Kalks zu schützen. Die Pflanzen wurden in Töpfe gesetzt und blühten bis Ende Juli kleistogam. Darauf wurden mehrere Exemplare aus den Töpfen herausgenommen und in ein Mistbeet mit sehr guter Erde, günstiger Beleuchtung und starker Bodenwärme gebracht. Hier entfaltete sich bald nachher die erste chasmogame Blüte; auch die übrigen Exemplare bis auf eins, bei dem es nicht genau fest-

gestellt werden konnte, blühten kleistogam. Der Einfluß der Ernährungsverhältnisse war also auch hier offenbar.

Die Stellungsverhältnisse von kleistogamen und chasmogamen Blüten zeigen, daß letztere an den offenbar besternährten Teilen der Inflorescenz stehen. Bei einigen Exemplaren war nur die Terminalblüte der Hauptachse chasmogam, bei einem anderen auch die Mittelblüten der seitenständigen Dichasien. Im ersteren Falle war auffallend, daß die hier kleistogame seitliche Mittelblüte fast immer fünf Kelchblätter, fünf Staubfäden und drei Fruchtblätter hatte, während sonst bei schlecht ernährten, rein kleistogamen Pflanzen sehr häufig Drei- oder Vierzähligkeit des Kelches, drei Antheren und nur zwei Fruchtblätter vorkommen. Es zeigt dies, daß auch die Zahlenverhältnisse in der Blüte von der Ernährung abhängig sind, wie es von Warming[1]) bei Papaver somniferum, von Goebel[2]) für einige Rosaceen, Nigella damascena und andere Arten festgestellt wurde. Erwähnt werden soll noch, daß bei den chasmogam blühenden Exemplaren die in der Achsel der beiden Vorblätter der seitlichen Mittelblüte stehenden Knospen fast immer ausgebildet werden, während bei den schlecht ernährten rein kleistogamen Exemplaren häufig die eine zu verkümmern scheint.

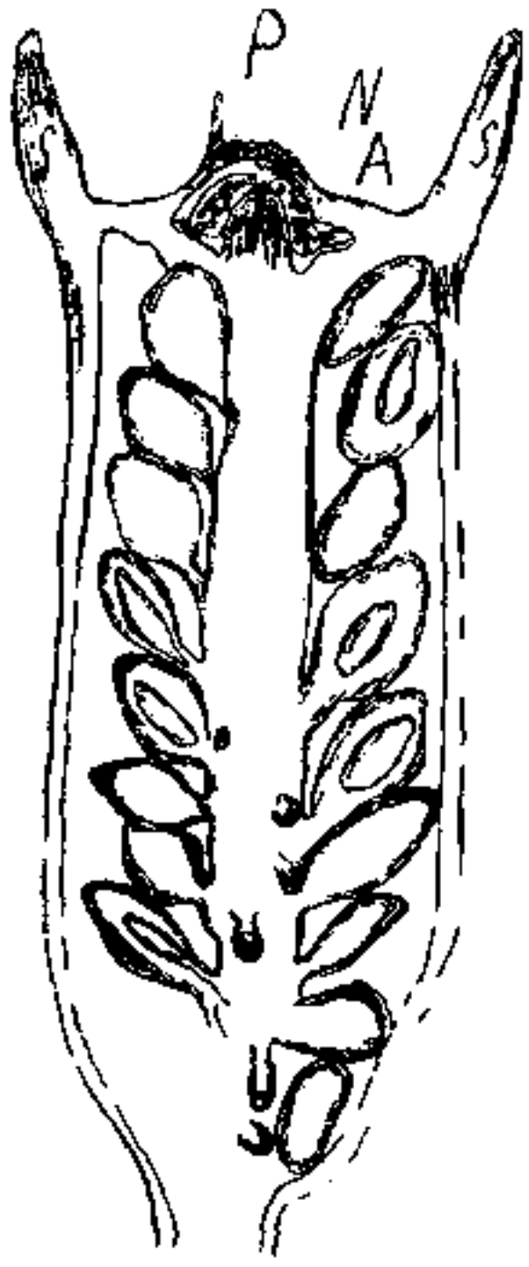


Fig. 33.
Specularia perfoliata.
Längsschnitt durch eine kleistogame Blüte.
A Antheren, *S* Kelchblätter, *P* Blumenkronblatt, *N* Narben.

Specularia perfoliata ist, wie schon angegeben, von Darwin als eine der wichtigsten Beweise für seine Theorie der Anpassungen angeführt worden. Daß dieser Beweis hinfällig und die Verzahnung der Blumenkrone wie bei Houstonia eine bei der jungen chasmogamen Blüte auch vorkommende Erscheinung ist, wurde durch Goebels Abhandlung bewiesen. Besonders auffallend bei Specularia ist der enge Raum, in dem Griffel und Antheren von der Korolle umschlossen sich befinden, der in keinem rechten Größenverhältnisse zu dem großen kräftig entwickelten Fruchtknoten steht (Fig. 33). Der Bau der Antheren, welche nur zwei Pollensäcke haben – und zwar

1) Warming, Individus nanes du Papaver somniferum. S. A. o. J. u. O.
2) Goebel, Organographie, pag. 415.
Ders., Über die Anordnungsverhältnisse der Staubblätter in einigen Blüten Bot. Ztg. 1882, p. 357.

sind dies die hinteren — die Keimung der Pollenkörner innerhalb derselben und ihr Austritt an der normalen dünnwandigen Öffnungsstelle sind ebenfalls von Goebel beschrieben worden. Ich fand auch, daß die Antheren sich öffnen und zwar auf der inneren Seite, was ja ebenfalls auf ein Fehlschlagen der vorderen Pollensäcke hindeutet. Die Schläuche kommen an dieser Stelle heraus, wachsen aber nicht immer, wie Darwin[1]) angibt, direkt zur Narbe, sondern nach allen Seiten. Die Größenunterschiede von Staubfäden und Antheren bei kleistogamer und chasmogamer Form sind außerordentlich bedeutend. Bei letzterer sind die Staubfäden 40 mm lang, die Antheren 28 mm, die Länge des Filaments also 12 mm. Das letztere ist bei den kleistogamen Blüten kaum entwickelt, die Antheren messen 0,32 mm; diese Länge stimmt mit der Angabe von Knuth[2]) von 0,3 mm ziemlich überein. Die Pollenkörner der chasmogamen Blüte haben nach meinen Messungen 30—35 μ im Durchmesser, die der kleistogamen 25—30 μ. Knuth gibt für letztere größere Zahlen an, und es ist ja möglich, daß diese Größenverhältnisse variieren. Eine Zählung der Pollenkörner ergab in einer Anthere der kleistogamen Form 42 Körner, in einer anderen 41. Ein Vergleich mit der Anthere der chasmogamen Blüte (Fig. 34 zeigt am besten den großen Unterschied in den Zahlenverhältnissen. Der Griffel, welcher bei der kleistogamen Form nur zwei Narben besitzt, ist sehr klein, nur der obere Teil desselben ist überhaupt entwickelt, dort, wo er sich in die Narbenlappen teilt (Fig. 35). Auch hier kann man die Übereinstimmung mit dem jungen chasmogamen

Fig. 34. Specularia perfoliata. *A* Anthere der chasmogamen Blüte, *B* der kleistogamen. (Mit derselben Vergrößerung gezeichnet)

Fig. 35. Specularia perfoliata. Griffel einer kleistogamen Blüte.

1) a. a. O.

2) Knuth, Blütenbiologie, Bd. I, pag. 65.
Ähnlich verhalten sich nach Rößler die Schläuche von Juncus bufonius.

Griffel erkennen, dessen Basalteil ebenfalls zuerst in der Entwicklung zurückbleibt (Fig. 36). Die Größenverhältnisse beider Griffel sind folgende: Derjenige der kleistogamen Form ist 0,35 mm lang, der Griffel der chasmogamen Blüte allein von der Stelle, wo die Narben sich ausbreiten, bis zum Grunde gemessen = 60 mm; der erstere besitzt, wie Darwin und Knuth angeben, keine Fegehaare, doch ist er papillös, eine Erscheinung, die ja als Hemmungsbildung leicht zu erklären ist, und durch einen Vergleich mit dem jungen Griffel der chasmogamen Form, welcher auch noch keine gut entwickelten Fegehaare besitzt, noch verständlicher wird. Die Ausbildung des Fruchtknotens bei der kleistogamen Blüte könnte die Vermutung erwecken,

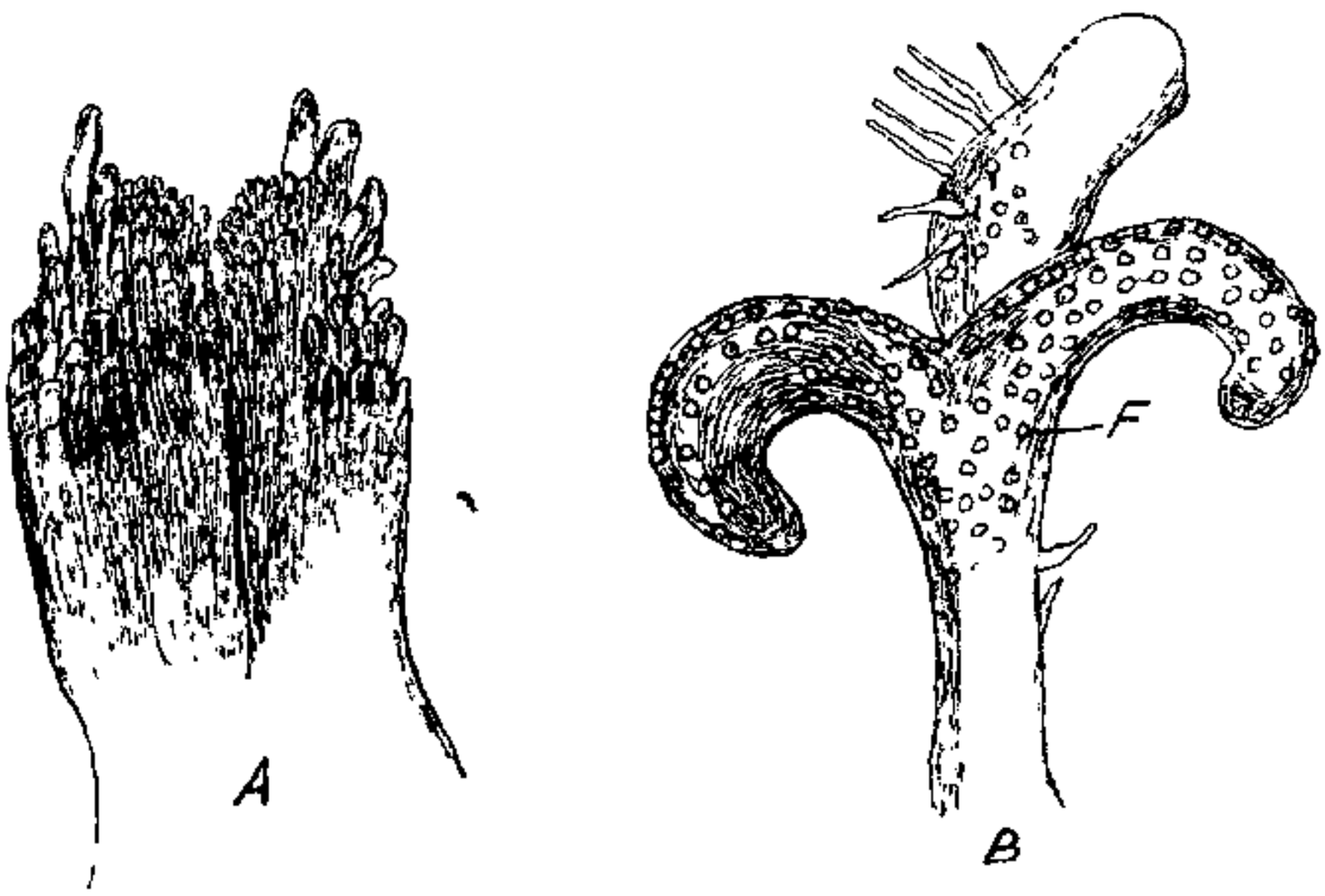


Fig. 36. Specularia perfoliata. *A* Griffel einer jungen chasmogamen Blüte. *B* Oberer Teil des Griffels einer entwickelten chasmogamen Blüte. *F* Die Ansatzstellen der abgefallenen Fegehaare. (Die Vergrößerung von Fig. 36 *B* beträgt das Vierfache von derjenigen bei Fig. 35 und 36 *A*.)

daß die sonst vorhandene Reduktion sich auf Frucht- und Samenbildung überhaupt nicht erstreckt. Eine Zählung der Samen zeigte jedoch das Gegenteil. Diese ergab bei der kleistogamen Blüte 97, 139, 142, 131 Samen in einer Frucht. In einer chasmogam produzierten zählte ich dagegen 264 Samen. Die Zahl der Pollenkörner scheint auf den ersten Blick viel zu gering zur Befruchtung aller Samen zu sein. Doch wenn man die Zahlen vergleicht, so findet man in einer Blüte nach obigen Angaben 164–168 Pollenkörner, 97—142 Samen, was also dieser Vermutung widerspricht.

Eine nähere Untersuchung des weiteren Verlaufs der Pollenschläuche ergab dann auch hier, wie bei Viola, Collomia und Halimium, daß die

Samenanlagen normal befruchtet werden. Der Pollenschlauch wurde bis zum Embryo verfolgt; er wächst an den zentralwinkelständigen Placenten entlang bis zur Mikropyle der anatropen Samenanlagen.

Zusammenfassung.

I. Alle beschriebenen kleistogamen Blüten sind Hemmungsbildungen der chasmogamen Form.

II. Bei den einzelnen Arten, oft innerhalb ein und derselben Familie und innerhalb derselben Art tritt die Hemmung auf ganz verschiedenen Entwicklungsstadien ein, so daß hier nach Goebel Entwicklungs- und Entfaltungshemmung unterschieden werden kann (Papilionaceen).

III. Die Hemmung vollzieht sich in einer bestimmten Richtung, die durch den normalen Entwicklungsgang der chasmogamen Blüte bestimmt wird.

IV. Der Kelch ist gewöhnlich am wenigsten von der Reduktion betroffen[1]). Die Zahl der Kelchblätter ist bei Specularia perfoliata reduziert[2]). Der Kelch ist am Verschluß der kleistogamen Blüte beteiligt bei folgenden Arten: Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten, wahrscheinlich bei Jonidium[3]), Halimum glomeratum, Halimium rosmarinifolium, meistens bei Helianthemum cairicum; bei Impatiens-Arten, Polygala pauciflora, Polygala polygama, Amphicarpaea monoica, Vicia amphicarpa, Ammania latifolia, Utricularia elachista, Vandellia nummulariifolia. Bei Pavonia hastata verschließt der Innenkelch die Blütenorgane. Auch bei den anormalen Blüten der Malpighiaceen bildet der Kelch den Verschluß der Blüte. Die übrigen neuweltlichen, kleistogam blühenden Halimium-Arten verhalten sich wahrscheinlich wie Halimium glomeratum. Bei Tephrosia heterantha Grisebach sollen nach Hieronymus die Kronblätter kaum so lang sein wie der Kelch. Über den Verschluß ist nichts angegeben[4]).

1) Es muß erwähnt werden, daß alle die nun folgenden Angaben, den Kelch, die Korolle, Antheren etc. betreffend, sich nur auf die extremen Formen beziehen, welche durch vielerlei Übergänge mit der chasmogamen Blüte verbunden sind.

2) Auch die Zahl der Antheren wie der Fruchtblätter ist bei Specularia reduziert (No. VI u. XII), manchmal auch diejenige der Kronblätter.

3) Bernoulli, Zur Kenntnis dimorpher Blüten. Bot. Ztg. 1869, Bd. XXVII, pag. 17.

4) Es ist zu bemerken, daß beim Reifen der Frucht die Kelchblätter sich häufig öffnen; dies tritt bald früher, bald später ein. Es wurde deshalb nicht die Frucht, sondern die bestäubte Blüte in Betracht gezogen.

V. Die Korolle fehlt bei Cardamine chenopodifolia und Halimium glomeratum. Sie ist in sehr rudimentärem Zustande vorhanden bei Viola-Arten, Polygala-Arten, Amphicarpaea monoica. Bei den anormalen Blüten der Malpighiaceen fehlt sie ganz oder ist sehr rudimentär. Sie ist besser entwickelt, doch in der Größe reduziert und mehr oder weniger farblos bei Helianthemum cairicum, Helianthemum Lippii, Oxalis acetosella, Impatiens-Arten, Pavonia hastata, Vicia amphicarpa, Ononis columnae, Tephrosia heterantha Grisebach, Collomia grandiflora, Lamium amplexicaule, Vandellia nummularifolia, Acanthus-Arten, Houstonia minor, Specularia perfoliata.

VI. Eine Reduktion in der Zahl der fertilen Staubblätter oder der Staubblätter überhaupt findet sich bei Gramineen, Juncus bufonius, Heteranthera Potamogeton, Heteranthera Cotschyana Fenzl, Monochoria vaginalis (nach Darwin), Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten, Jonidium, Halimium glomeratum und wahrscheinlich bei den anderen neuweltlichen kleistogamen Halimium-Arten, bei Oxalis acetosella, Pavonia hastata, Polygala-Arten, Amphicarpaea monoica, Ononis columnae, Tephrosia heterantha Grisebach, Vandella nummularifolia, Specularia perfoliata.

VII. Eine Reduktion der Pollensackzahl innerhalb der Anthere findet man bei Gramineen-Arten, Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten, Halimium glomeratum, Helianthemum cairicum, Impatiens noli tangere, Amphicarpaea monoica, Ononis columnae, Collomia grandiflora, Utricularia elachista, Houstonia minor, Specularia perfoliata. In allen Fällen außer bei Viola fehlen wahrscheinlich die vorderen Pollensäcke. Diese sind in solchen Fällen auch bei der chasmogamen Blüte schwächer entwickelt. Bei Tephrosia findet sich über die Pollensackzahl keine Angabe.

VIII. Ein Endothecium ist vorhanden außer bei Amphicarpaea. Auch bei Oxalis acetosella soll es nach Rössler[1]) teilweise fehlen, ebenfalls bei Utricularia elachista nach Goebels Abbildung[2]).

IX. Die Pollenkörner keimen innerhalb der Anthere bei vielen Gramineen-Arten, Juncus bufonius, Heteranthera-Arten, Cardamine chenopodifolia, Viola-Arten (Ausnahme: Viola mirabilis), Jonidium, Halimium glomeratum, Helianthemum cairicum, Impatiens noli tangere, Oxalis acetosella, Polygala polygama, Pavonia hastata, Amphicarpaea monoica, wahrscheinlich bei Ononis columnae, Tephrosia heterantha Grisebach, Vandellia nummularifolia, Utricularia elachista, Houstonia minor, Specularia perfoliata.

1) Rössler, Beitr zur Kleistogamie. Flora, 87. Bd., pag. 492.
2) Goebel, Morphologische und biologische Studien 1890, II, pag. 76.

Bei einigen der erwähnten Arten, z. B. bei Halimium glomeratum und Helianthemum cairicum kommt es auch vor, daß Pollenkörner herausfallen und auf der Narbe keimen; überhaupt ist hier keine scharfe Grenze zu ziehen.

X. Der Austritt der Pollenschläuche aus den Antheren vollzieht sich auf verschiedene Weise; diese wird durch den Grad der Reduktion bestimmt, welchen die Antherenwand zeigt.

Wenn überhaupt kein Endothecium entwickelt ist, so wachsen die Schläuche durch beliebige Wandstellen (Amphicarpaea). Nach den Abbildungen von Goebel ist dies auch bei Utricularia elachista der Fall.

Ist ein Endothecium vorhanden, so kommen zwei Fälle vor.

1. Die Antheren öffnen sich; dann treiben die Pollenkörner ihre Schläuche hauptsächlich durch die Öffnung; dies ist der Fall bei allen denjenigen untersuchten Gramineen-Arten, deren Körner innerhalb der Antheren keimen, bei Juncus bufonius, Helianthemum cairicum, Impatiens noli tangere, Pavonia hastata, wahrscheinlich bei Ononis columnae, Vandellia nummularifolia, Specularia perfoliata. Bei Juncus und bei Specularia kommt daneben wahrscheinlich der Fall vor, daß die Pollenschläuche am Scheitel und durch die dünnwandige Öffnungsstelle herauskommen.

Bei Impatiens noli tangere keimen die Pollenkörner innerhalb der sich öffnenden Anthere und fallen nicht heraus; ob die Schläuche durch die Öffnung ihren Weg nehmen, ist nicht angegeben [1]).

2. Die Antheren bleiben geschlossen; dann kommen die Pollenschläuche gewöhnlich an der normalen Öffnungsstelle heraus oder am Scheitel.

Dies ist der Fall bei Oxalis acetosella, den meisten Viola-Arten, Halimium glomeratum, bei Polygala polygama, Houstonia minor, nach Goebel auch bei Specularia. Viola mirabilis bildet eine Ausnahme von den übrigen Violaceen, denn die Antheren öffnen sich, und der Pollen fällt heraus.

Bei Houstonia minor ist das Endothecium nur wenig entwickelt, und es kommt vor, daß die Pollenschläuche auch durch das Gewebe der rudimentären Pollensäcke ihren Weg nehmen und wahrscheinlich hier herauskommen, wo kein Endothecium vorhanden ist. Bei Polygala scheinen die Schläuche auch seitlich durch die Antherenwand zu wachsen an der Stelle, wo das Endothecium entwickelt ist, und dasselbe zu durchdringen.

Für Tephrosia heterantha Grisebach gibt Hieronymus an, daß die Schläuche durch die Antherenwand wachsen, diejenigen der Heteran-

1) Mohl, a. a. O., Bd. XXI, pag. 322.

thera-Arten sollen nach Solms-Laubach direkt aus der Anthere zur Narbe übertreten. Wegen Mangel an Material konnte ich diese Verhältnisse nicht näher untersuchen.

XI. Bedeutende Reduktionen des Griffels und der Narbe weisen auf: Viola-Arten, Jonidium, Oxalis acetosella, Halimium glomeratum, Aspicarpa hirtella und Aspicarpa longipes, Polygala polygama, Amphicarpaea monoica, Houstonia minor und Specularia perfoliata.

XII. Eine Reduktion der Fruchtblattzahl findet sich bei Aspicarpa longipes und Aspicarpa hirtella wie bei Specularia.

XIII. Die zuerst angelegten Teile einer Organgruppe werden gewöhnlich am wenigsten von der Reduktion betroffen, z. B. der äußere Staubblattkreis der Papilionaceen, „Amphicarpaea monoica, Ononis columnae, Tephrosia heterantha Griseb.", der episepale Staubblattkreis bei Halimium und bei Oxalis acetosella (nach Goebel). Eine Ausnahme bilden Polygala polygama und Cardamine chenopodifolia. Bei diesen Arten sind die reduzierten Teile in der chasmogamen Blüte schon am schwächsten entwickelt.

XIV. Bei dorsiventralen Blüten ist die im allgemeinen geförderte Seite auch bei der kleistogamen Form am besten ausgebildet, z. B. die Carina bei Polygala, das Vexillum bei Papilionaceen.

XV. Die anormalen Blüten der Malpighiaceen-Gattung Aspicarpa, welche von der allgemeinen Regel der Hemmungsbildungen abweichen, sind nicht als kleistogam zu bezeichnen, da ihre Samen sich ohne Befruchtung entwickeln.

XVI. Sonst tritt bei allen daraufhin untersuchten Arten in der kleistogamen Blüte normale Befruchtung durch den Pollenschlauch ein (Viola, Halimium, Collomia, Specularia).

XVII. Die chasmogamen und kleistogamen Blüten sind an der Pflanze meistens so verteilt, daß erstere an denjenigen Teilen der Inflorescenz stehen, von denen anzunehmen ist, daß sie am besten ernährt sind (Gramineen, Halimium, Amphicarpaea, Vicia, Collomia, Specularia).

XVIII. Die physiologischen Beobachtungen zeigten klar den Einfluß äußerer Bedingungen auf das Auftreten chasmogamer und kleistogamer Blüten (Pavonia, Collomia, Specularia).

XIX. Bei Ammania latifolia und Salvia kleistogama konnten keine chasmogamen Blüten erzielt werden.

Vielleicht ist die Kleistogamie bei diesen Arten erblich fixiert, doch muß diese Frage, besonders für Ammania latifolia, von der mir nur ein Exemplar zur Verfügung stand, durch weitere Experimente entschieden werden.

Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen.

Von **Karl Snell.**

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

Mehr aus praktischem als rein wissenschaftlichem Interesse hat Raymond Pond[18]) im Auftrage der biologischen Station der Great Lakes in einer jüngst erschienenen Arbeit die biologischen Beziehungen der Wasserpflanzen zum Substrat untersucht. Es kam darauf an festzustellen, welchen Nutzen die festgewurzelten Wasserpflanzen der Fischzucht gewähren. insbesondere inwieweit die Nahrungsverhältnisse für die Fische in diesen Seen durch solche Wasserpflanzen beeinflußt würden. Zu diesem Zwecke war eine Beantwortung der Frage von Wichtigkeit, ob die im Boden wurzelnden Wasserpflanzen ihre Nahrung mit der ganzen Oberfläche aus dem Wasser nehmen oder durch die Wurzeln dem Boden entziehen. Im ersteren Fall würden dem Wasser Nährstoffe entnommen, die beim Verfall der Pflanzen wieder frei würden, im zweiten Fall würden aber durch die Pflanzen die Bodensalze in wertvolle Nährstoffe umgewandelt und der Nährstoffgehalt des Wassers vermehrt. Pond konstatierte eine große Abhängigkeit der normal im Boden wurzelnden Wasserpflanzen vom Boden. Es zeigte sich, daß solche Pflanzen schlechter wuchsen, wenn sie über dem Boden verankert waren und ihre Wurzeln verhindert wurden, in den Boden einzudringen. Er glaubt, dieses Verhalten der verankerten Pflanzen darauf zurückführen zu können, daß in ihren Zellen ein Mangel an Phosphor und Kalium eintritt und infolgedessen eine Anreicherung von Stärke, wodurch pathologische Erscheinungen hervorgerufen werden.

Bezüglich der Frage nach der Nahrungsaufnahme der submersen Wasserpflanzen gehen die Ansichten der Forscher, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigten, stark auseinander. Im allgemeinen findet man die Ansicht vertreten, daß die Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche mittelst Diffusion aus dem umgebenden Wasser stattfinde und diese Ansicht gründet sich auf die anatomische Beschaffenheit der Wasserpflanzen, bei denen sich mehr oder weniger stark reduzierte Leitungsbahnen vorfinden, auf die schwache Ausbildung der Epidermis und auf die Reduktion des Wurzelsystems. In diesem Falle käme der Wurzel nur die Bedeutung eines Haftorganes zu. Andererseits kann man schwer annehmen, daß die Leitungsbahnen, die trotz ihrer geringen Ausbildung doch einmal vorhanden sind, nur als ererbte Gebilde völlig zwecklos seien. Eine

große Reihe Autoren hat sich mit dieser Frage beschäftigt. Der eine Teil hat sich aber nur auf eine anatomische Untersuchung beschränkt, ohne auf experimentellem Wege Auskunft zu suchen. Gruppiert man die einzelnen Ansichten nach der Methode der Untersuchung, auf die sie sich gründen, so findet man, daß die anatomische Untersuchung zu der Ansicht geführt hat, die Wurzeln seien nur als Haftorgane zu betrachten und die Nahrungsaufnahme erfolge durch die ganze Oberfläche. Dieser Meinung sind z. B. Schenck[23]), Frank[5]), Ludwig[14]), Sachs[20]) usw. Die experimentelle Untersuchung hat aber alle Forscher, die sich damit beschäftigten, zu der Überzeugung geführt, daß die Wurzeln nicht nur als Haftorgane zu betrachten seien, sondern daß ihnen auch die Funktion der Nahrungsaufnahme zukommt, und daß ein aufsteigender Wasserstrom auch in Wasserpflanzen vorhanden sei. Als erster, der sich experimentell an diese Frage gewagt hat, ist Unger[25]) zu nennen, dessen Experimente keine allgemeine Anerkennung fanden. Unger brachte Exemplare von Potamogeton crispus und von Ranunculus fluitans so in zwei mit Wasser gefüllte Gefäße, daß beide Enden ins Wasser tauchten. Der mittlere Teil wurde durch ein gebogenes Glasrohr gegen Vertrocknen geschützt. Die Zunahme des Wassers auf Seiten der Blätter konnte an einer Skala abgelesen werden. Nach acht Tagen konstatierte Unger im ersten Fall eine Vermehrung des Wassers um 1,6 g, im zweiten Fall eine solche von 0,8 g. Dieses Wasser war nach Ungers Bericht durch die Blätter ausgeschieden und mußte folglich durch die Wurzeln aufgenommen sein. Wieler[28]) hat die Ungerschen Versuche nachgeprüft. Es war ihm aber nicht möglich, eine einwandsfreie Versuchsanordnung zu finden und er kam deshalb zu keinem sicheren Resultat. Ebenso hat auch Straßburger[24]) die Ungerschen Versuche nicht erfolgreich nachmachen können. Weiter haben sich Sauvageau[21]), Wieler[28]), Hochreutiner[10]), Forel[4]) und als letzter Pond[18]), auf dessen Arbeiten ich noch zurückkomme, für die Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln ausgesprochen und diese Annahme durch experimentelle Beweise zu bestätigen gesucht.

Ludwig[14]) findet in dem Fehlen „der Wurzelhaare etc." einen Beweis für die Annahme, daß den Wurzeln der submersen Wasserpflanzen die Rolle der Nahrungsaufnahme verloren gegangen sei und die Wurzeln in der Hauptsache da, wo sie vorhanden sind, als Haftorgane dienen. Der Beweis ist aber nicht stichhaltig, da tatsächlich bei den meisten Wasserpflanzen Wurzelhaare vorhanden sind. Man kann sich leicht überzeugen, daß z. B. Elodea canadensis, wenn sie im Boden wurzelt, sehr schöne Wurzelhaare ausbildet. Will man also die Nahrungs-

aufnahme durch die Wurzeln mit dem Fehlen oder Vorhandensein von Wurzelhaaren beweisen, so muß auf Grund des wirklichen Vorhandenseins der Wurzelhaare den Wurzeln diese Funktion zukommen.

P. Weinrowsky[27]) und zu gleicher Zeit auch M. v. Minden[15]) unterwarfen die Apikalöffnungen und Wasserspalten der Wasserpflanzen einer eingehenden anatomischen und physiologischen Untersuchung und beschrieben für die allermeisten submersen und schwimmenden Wasserpflanzen solche Hydathoden. Sie konstatierten auch, daß eine Ausscheidung von Wassertropfen an den Stellen stattfindet, an denen die Hydathoden sich finden, sobald der betreffende Teil über Wasser gehalten und mit einer Glasglocke überdeckt wurde. Sowohl Weinrowsky als auch v. Minden betrachten die Apikalöffnungen als Ausflußstellen des in der Pflanze zirkulierenden Wasserstromes. Weinrowsky glaubt aber, daß „unter abnormen Verhältnissen Scheitelöffnung und Epidermis das zum Leben der Pflanze notwendige Wasser aus dem umgebenden Medium absorbieren können". Hier anschließend nimmt auch Burgerstein[3]) an, „daß, wie in Landpflanzen auch in submersen Wasserpflanzen ein Transpirationsstrom existiert, dessen Abflußstellen die Apikalöffnungen der Blätter sind". Er ist der Meinung, „daß diese Pflanzen stark transpirationsfähig sind. Daß sie in trockener Luft rasch welk werden, auch dann, wenn sie mit dem unteren Kaulomende oder mit den Wurzeln in Wasser stehen, erklärt sich eben aus der starken Transpirationsfähigkeit in Verbindung mit der sehr reduzierten Leitungsfähigkeit für Wasser".

Nach neueren anatomischen Untersuchungen von Géneau de Lamarlière[13]) ist auch in der Ausbildung der Epidermis den Landpflanzen gegenüber nur insofern ein Unterschied, als die Epidermis und die darüber liegende Cuticula bei Wasserpflanzen weniger dick sind.

Géneau de Lamarlière untersuchte: Ranunculus fluitans L., Caltha palustris L., Nymphaea alba L., Myriophyllum spicatum L., Hottonia palustris L., Elodea canadensis L., Potamogeton densus L., Glyceria spectabilis M. u. K. und Equisetum limosum L. und fand bei allen eine Cuticula von gleicher chemischer Beschaffenheit wie bei Landpflanzen. Obwohl diese Cuticula sehr dünn ist, so wird sie doch eine Aufnahme von Nährsalzlösung durch Diffusion erschweren, wenn auch nicht ausschließen.

Es war nun die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, der Frage nach der Nährstoffaufnahme sowohl der submersen, festgewurzelten, als auch der schwimmenden Wasserpflanzen, soweit dieselben überhaupt Wurzeln ausbilden, nachzugehen. Die Untersuchungen wurden im pflanzen-physiologischen Institut in München unter Leitung des Herrn

Prof. Dr. Goebel ausgeführt. Für seine mir in liebenswürdigster Weise stets zuteil gewordene Unterstützung sage ich meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank.

I. Versuche über das Wachstum von festgewurzelten, submersen Wasserpflanzen unter verschiedenen Bedingungen.

In der oben angeführten Arbeit von Pond wurde die Frage nach der Abhängigkeit festgewurzelter, submerser Wasserpflanzen vom Bodensubstrat untersucht. Es fragte sich, ob eine Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln erfolge und inwieweit diese Pflanzen auf eine Nahrungsaufnahme aus dem Boden angewiesen seien. Zu diesem Zwecke wurden verschiedene solcher Wasserpflanzen teilweise in sorgfältig gewaschenem Sand und reinem Leitungswasser kultiviert, teilweise zum Vergleich normal in guter Erde. Ein anderer Teil wurde verankert, sowohl in dem Wasser über Sand als auch in dem Wasser über Erde und die Wurzeln durch Unterstellen von Glasschalen verhindert in das feste Substrat einzudringen. Die Versuche wurden in zwei großen Glasaquarien ausgeführt. Pond fand nun, daß die Pflanzen, die in der Erde wurzelten, das weitaus größte Wachstum zeigten. Die in Sand wurzelnden Pflanzen waren bedeutend weniger gewachsen und die verankerten verhielten sich in beiden Fällen völlig gleich. Dieser letzte Satz erschien mir unwahrscheinlich, da im Wasser über nährstoffreicher Erde mehr Nährstoffe vorhanden sein müssen als in Wasser über gereinigtem Sand und die Bedingungen in beiden Fällen sonst völlig gleich waren. Es hätten somit die über Erde verankerten Pflanzen ein besseres Wachstum aufweisen müssen, ganz gleichgültig ob eine Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln stattfindet oder durch die ganze Oberfläche. Es kann sich hier nur um die Menge der vorhandenen Nährstoffe handeln und nicht um die Art der Aufnahme, die in beiden Fällen die gleiche sein konnte. Ich habe eine Reihe dieser Versuche nachgeprüft und kam zu Resultaten, wie sie meiner Vermutung entsprachen.

Im folgenden seien einige meiner Untersuchungen mitgeteilt. Die Verankerung wurde in der Weise ausgeführt, daß an einem quer durch das Gefäß etwa 10 cm über dem Substrat befestigten Holzstäbchen Baststreifen wie die Haare an einem Geigenbogen aufgespannt waren. Zwischen Bast und Holzstäbchen wurden die Pflanzen ohne weitere Befestigung locker aufgehängt, der Auftrieb im Wasser bewirkte von selbst eine aufrechte Stellung der Pflanzen. Durch untergestellte Glasschalen wurde auch hier ein Eindringen der Wurzeln in den Boden

verhindert. Um mich nicht immer wiederholen zu müssen, seien die verschiedenen Bedingungen, unter denen die Pflanzen kultiviert wurden, in folgender Weise bezeichnet:

Es heißt:

a) = in Erde gesteckt;
b) – über der Erde im Wasser verankert;
c) = in Sand gesteckt;
d) über dem Sand im Wasser verankert.

Versuch 1. Der Versuch wurde in zwei Glasaquarien, die im Kulturhaus des pflanzenphysiologischen Instituts in München aufgestellt waren, ausgeführt. In dem einen Aquarium befand sich Quarzsand, der erst gut gewaschen, dann geglüht und danach mit verdünnter Schwefelsäure behandelt und wieder rein ausgewaschen war.

In dem anderen war passende Erde (Sand, Lehm, Humus). Beide Aquarien wurden mit Leitungswasser gefüllt, das häufig erneuert wurde.

Es wurden 40 möglichst gleichwertige, terminale Stücke von Elodea canadensis, jedes 6 cm lang, ohne Wurzeln und ohne Seitenzweige ausgewählt und je 10 unter den Bedingungen a), b), c) und d) kultiviert. Das Gewächshaus, in dem diese Kulturen standen, ist dem Institut angebaut und erhält nur von einer Seite ungeschwächtes Licht.

Nach wenigen Tagen zeigten sich die Pflanzen stark positiv heliotropisch gekrümmt. Nachdem das Aquarium umgedreht worden war, veränderten besonders rasch die Pflanzen des Versuches a) und b) ihre Lage, so daß sie nach 24 Stunden wieder völlig dem Lichte zugekehrt waren.

Nach Verlauf von 28 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und die einzelnen Pflanzen genau gemessen. Das Resultat dieser Messung zeigt die umstehende Tabelle.

(Tabelle siehe nächste Seite.)

Das Ergebnis des Versuches läßt sich danach folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die in Erde wurzelnden Pflanzen zeigen die weitaus größte Gesamtlänge von Sproß und Seitentrieben;

2. Sowohl die in Sand wurzelnden, wie die über dem Sand verankerten Pflanzen verhalten sich gleich. Daß die Zahlen genau gleich sind, ist wohl nur zufällig;

3. Die im Wasser über der Erde verankerten Pflanzen sind besser gewachsen als die im Wasser über Sand verankerten;

4. Die Wurzeln, die nicht in ein festes Substrat eingedrungen sind, haben keine Wurzelhaare ausgebildet;

Versuche über das Wachstum von Elodea canadensis.

Ursprüngliche Länge 6 cm. Versuchsdauer 28 Tage.

Bedingung	Länge des Hauptsprosses	Zahl der Seitentriebe	Gesamtlänge der Seitentriebe	Zahl der Wurzeln	Gesamtlänge der Wurzeln	Bemerkung	Gesamtlänge von Sproß + Seitentrieben
a) In Erde wurzelnd	16,0	2	10,0	3	10,0	Mit Wurzelhaaren Längenangabe der Wurzeln unsicher, da einzelne Stücke abgerissen sind	209,5 + 98,5
	23,0	4	26,5	5	59,0		
	23,5	2	7,5	3	32,0		
	19,0	2	4,5	3	16,0		
	19,0	1	4,5	3	41,0		
	20,0	3	7,5	2	14,0		
	29,5	4	9,0	3	34,0		
	23,0	2	6,0	2	18,0		
	19,0	3	12,5	3	21,0		
	17,5	3	10,5	2	21,0		
	209,5	28	98,5	29	266,0		308,0
b) Im Wasser über der Erde verankert	14,5	2	3,0	3	49,0	Ohne Wurzelhaare	144,0 + 33,5
	13,5	—	—	2	24,0		
	12,0	1	3,0	2	20,0		
	11,5	2	4,0	3	27,0		
	18,5	1	3,5	3	39,0		
	16,0	3	8,0	3	32,0		
	13,0	—	—	2	25,0		
	14,0	2	4,5	2	27,0		
	17,0	1	1,5	3	44,0		
	14,0	2	6,0	3	48,0		
	144,0	14	33,5	26	335,0		177,5
c) In Sand wurzelnd	7,0	1	2,0	2	16,5	Die im Substrat befindlichen Teile der Wurzeln sind stark behaart	93,0 21,0
	8,0	—	—	2	10,0		
	11,0	1	1,0	3	17,0		
	8,0	—	—	1	13,5		
	12,5	2	3,0	4	29,5		
	10,5	2	3,5	3	19,0		
	7,0	2	4,0	3	10,0		
	11,5	2	5,0	4	25,0		
	6,5	1	1,5	2	15,0		
	11,0	1	1,0	2	19,0		
	93,0	12	21,0	26	174,5		114,0
d) Im Wasser über dem Sand verankert	10,0	—	—	2	20,0	Ohne Wurzelhaare	95,0 19,0
	10,0	2	1,5	2	27,0		
	12,0	1	3,5	4	42,0		
	6,5	2	2,5	2	23,0		
	7,0	—		1	9,5		
	8,5	1	2,5	2	11,0		
	9,0	—	—	3	5,5		
	11,0	1	1,0	3	22,0		
	12,0	2	2,0	4	36,0		
	9,0	3	6,0	4	40,0		
	95,0	12	19,0	27	236,0		114,0

5. Die Pflanzen des Versuches a) und b) waren kräftiger und reagierten stärker heliotropisch.

Versuch 2. Unter den vier angegebenen Bedingungen wurden nun je acht terminale Stücke von Potamogeton densus, jedes 15 cm lang, ohne Wurzeln und Seitentriebe, kultiviert. Versuch a) und b) wurden in einem Bassin des botanischen Gartens ausgeführt, c) und d) in einem Holzkübel, der im Garten eingegraben war und wie oben gereinigten Sand und Leitungswasser enthielt. Das Wasser des Kübels wurde häufig erneuert.

Nach Verlauf von 40 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und nur die Länge von Sproß und Seitentrieben gemessen.

Die Gesamtlänge von Sproß und Seitentrieben betrug:

a) In Erde wurzelnd	3671,0 cm
b) Über der Erde verankert	819,0 „
c) Im Sand wurzelnd	1032,0 „
d) Über dem Sand verankert	718,0 „

Sämtliche Pflanzen haben geblüht.

Die in Sand wurzelnden Pflanzen waren dünn und nach dem Licht gestreckt. Das mag daher rühren, daß sie einen weiteren Weg bis zum Wasserspiegel hatten, als die höher hängenden verankerten Pflanzen. Es ist leider unterblieben die Trockensubstanz von c) und d) zu bestimmen, doch wäre sicher kein großer Unterschied vorhanden gewesen.

Auch hier zeigt sich wieder, daß die über Erde verankerten Pflanzen besser gewachsen sind, als die über Sand verankerten.

Es wäre nun zu denken, daß die Pflanzen mit dünnen, in schmale Zipfel aufgelösten Blättern ein anderes Verhalten zeigen, als solche mit breiten Blättern. Es liegt die Annahme nahe, daß hier die Nahrungsaufnahme weit mehr durch die ganze Oberfläche erfolge und für diese Funktion die Wurzeln ohne Bedeutung seien. Es wurden daher Versuche mit Myriophyllum Nitschei, Myr. scabratum und Ranunculus fluitans gemacht.

Versuch 3. Um hier einen Vergleich ziehen zu können zwischen Pflanzen, die im Boden wurzeln und solchen, die nicht mit den Wurzeln in den Boden eindringen können, wurden je fünf terminale Stücke von Myriophyllum Nitschei, jedes 10 cm lang, ohne Wurzeln, nur unter den Bedingungen a) und b) kultiviert. Der Versuch wurde in einem Holzkübel ausgeführt, der im botanischen Garten eingegraben war. Nach Verlauf von 21 Tagen waren die Größenverhältnisse folgende:

Länge der Sproßachse.

a) Wurzeln in Erde	b) verankert	Gesamtzuwachs a)	Gesamtzuwachs b)	Zuwachs in Proz. a)	Zuwachs in Proz. b)	Versuchsdauer
33,0	13,0					
19,0	13,5					
27.0	13,5	79,0	16,5	15,8	3,3	21 Tage
26,0	13,0					
24,0	13,5					
129,0	66,5					

Das Aussehen der Pflanzen in a) war grün und kräftig, in b) rotbraun und kümmerlich.

Das Resultat des Versuches deckt sich auffallend mit dem bei Elodea und Potamogeton erhaltenen. Der Versuch wurde im August 1906 angestellt und um nun ganz sicher zu gehen im April 1907 mit Myriophyllum scabratum wiederholt.

Versuch 4. In gleicher Weise wie in Versuch 3 wurden je 8 terminale Stücke von Myriophyllum scabratum, jedes 10 cm lang, unter den Bedingungen a) und b) in einem Bassin des Kulturhauses kultiviert.

Das Resultat war folgendes:

Länge der Sproßachse.

a) Wurzeln in Erde	b) verankert	Gesamtzuwachs a)	Gesamtzuwachs b)	Zuwachs in Proz. a)	Zuwachs in Proz. b)	Versuchsdauer
35,0	15,0					
34,0	15,0					
38,0	22,0					
37,0	17,0					
30,0	23,0	219,0	70,0	27,4	8,8	23 Tage
33,0	19,0					
46,0	22,0					
46,0	17,0					
298,0	150,0					

Auch hier zeigte sich dieselbe Verschiedenheit im Aussehen der Pflanzen. Während der Sproß im Fall a) ein grünes, gesundes Aussehen besaß, war er im Fall b) stark rötlich gefärbt. Die in der Erde zahlreich entwickelten Wurzeln waren weiß und hatten reichlich Nebenwurzeln entwickelt, während die wenigen im Wasser entwickelten Wurzeln der verankerten Pflanzen ein mehr grünes, teilweise rotbraunes Aus-

sehen hatten und nicht verzweigt waren. Die Entstehung der Wurzeln am Sproß war in einem Falle ausschließlich auf den in der Erde steckenden Teil beschränkt, bei den verankerten war diese Zone bedeutend länger. Nach Wacker[26]) findet in Erde ein kräftigeres Längenwachstum der Wurzeln der Landpflanzen statt als im Wasser. In Wasser gewachsene Wurzeln zeigten eine starke Retardation in dem Längenwachstum ihrer Hauptwurzel. Myriophyllum verhält sich danach, wie aus dem vorstehenden Versuch hervorgeht, in bezug auf das Wachstum ihrer Wurzeln wie eine Landpflanze.

Versuch 5. Je 5 terminale Stücke von Ranunculus fluitans, jedes 4 cm Sproßlänge, mit je zwei großen Wasserblättern wurden unter den vier angegebenen Bedingungen kultiviert. Der Versuch wurde, wie der vorige, in Holzkübeln im botanischen Garten angesetzt und vom 20. Juli bis 10. August stehen gelassen. Das Wasser wurde dabei häufig erneuert.

Nach Verlauf dieser Zeit waren die Pflanzen so groß geworden, daß die Kübel nicht mehr ausreichten. Ein Ausschlag in der Länge ist kaum zu bemerken, jedoch ist interessant, daß die Pflanzen des Versuches a) und b) entweder gar keine Wurzeln haben oder nur sehr geringe, dagegen die Pflanzen des Versuches c) und d) bedeutend mehr Wurzeln ausgebildet haben. In der folgenden Tabelle sind die Längenverhältnisse der Sproßachsen und Wurzeln angegeben:

Länge der Sproßachsen und Wurzeln von a) und b)		Länge der Sproßachsen und Wurzeln von c) und d)		Dauer des Versuches
Sprosse	Wurzeln	Sprosse	Wurzeln	
35,0	ohne Wurzeln	46,0	24,0	21 Tage
43,0		39,0	31,0	
55,0		45,0	8,0	
54,0		57,0	7,0	
41,0		35,0	16,0	
50,0		40,0	21,0	
45,0	1,5	41,0	22,0	
43,0	6,0	39,0	26,0	
50,0	30,0	35,0	4,0	
42,0	18,0	46,0	40,0	
458,0	55,5	423,0	199,0	

In den Versuchen a) und b) standen die Pflanzen in nährstoffreichem Wasser, während in c) und d) das Wasser arm an Nährstoffen war. Wenn nun auch zugegeben werden mag, daß das Wachstum bei sämtlichen Pflanzen zum Teil auf Kosten der vorhandenen Baustoffe vor sich ging, so muß doch bei einem Wachstum bis zum zehnfachen

der ursprünglichen Länge eine Aufnahme neuer Nährstoffe stattgefunden haben. Im Falle der wurzellosen muß dann diese Nährstoffaufnahme durch die ganze Oberfläche aus dem umgebenden Wasser vor sich gegangen sein. Es läßt sich dieses Verhalten leicht verstehen, wenn man bedenkt, daß Ranunculus fluitans in der Natur in stark fließendem Wasser steht; es werden ihm also beständig neue Nährstoffe zugeführt so daß eine Aufnahme durch die Wurzeln weniger erforderlich ist.

Im Fall des Versuches c) und d) wurden aber die Pflanzen, teleologisch ausgedrückt, durch den Mangel an Nährstoffen im Wasser veranlaßt Wurzeln auszubilden, um die Nährstoffe dem Boden zu entnehmen, eine Auffassung, die Paul Klemm [11]) in seiner Arbeit über Caulerpa prolifera bereits entwickelt hat. Er hält die Rhizoidbildung vom Standpunkt der lebendigen Pflanze aus für ein Bedürfnis an Nährsalzen. Auf die Faktoren, die hier in Betracht kommen, komme ich später zurück.

Die vorstehenden Versuche bestätigen im allgemeinen die Resultate Ponds und zeigen, daß eine Abhängigkeit der normal festgewurzelten Wasserpflanzen vom Substrat besteht und daß eine Aufnahme von Nährstoffen durch die Wurzeln stattfinden muß. Auch die Pflanzen, wie Myriophyllum, mit stark zerteilten Blättern verhalten sich ebenso wie die mit breiten Blättern.

Andererseits zeigen sie, im Gegensatz zu Pond, daß die Pflanzen, die im Wasser über nährstoffreicher Erde verankert waren, besser wachsen als solche im Wasser über gewaschenem Sand.

Bei c) und d) wurde grober Quarzsand verwandt, vielleicht hat Pond feinen Sand benutzt. Es wäre dann zu denken, daß der Unterschied im Wachstum der Pflanzen von c) und d) auf der Adsorbtion von Nährstoffen in dem feinen Sand hervorgerufen sei. Dem ist aber zu entgegnen, daß nach Angaben von Ramann [19]), die ich durch titrimetrische Untersuchungen nur bestätigen konnte, Quarz ohne adsorbierende Wirkung ist.

II. Versuche, Wasserpflanzen in Nährsalzlösungen zu kultivieren.

Veranlaßt durch das Resultat des Versuches 4, in welchem Ranunculus fluitans insofern ein abweichendes Verhalten zeigte, als er offenbar Nährstoffe durch die ganze Oberfläche aufgenommen hatte, versuchte ich nun Wasserpflanzen in Nährlösungen verschiedener Konzentration zu kultivieren. Findet eine Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche statt, so muß in Nährsalzlösungen ein kräftiges Wachstum eintreten und es war zu erwarten, daß unter diesen Umständen die

Wurzeln eine geringere Ausbildung erfahren würden. Ich führte diese Versuche zuerst im August 1906 aus. Es wurden dazu terminale, nicht bewurzelte Stücke von Elodea canadensis und Potamogeton densus in Holzkübeln mit je 16 l Lösung im botanischen Garten angesetzt. Als Nährlösung verwendete ich die v. d. Cronesche Lösung und zwar: 0,5‰, 1,0‰, 1,5‰, 2,5‰, 5,0‰ und 10,0‰, mußte aber nach kurzer Zeit konstatieren, daß sämtliche Pflanzen abfaulten und nicht weiter wuchsen. Ich glaubte diese Erscheinung einer schädlichen Wirkung des destillierten Wassers zuschreiben zu müssen und erneuerte die Versuche in einer Lösung, die mit Leitungswasser hergestellt war, wegen des Kalkgehalts aber ohne Calciumsalz. Die Zusammensetzung des Nährsalzes wurde in folgender Weise modifiziert:

KNO_3 1,0; K_2SO_4 0,5; NaCl 0,5;
$MgSO_4$ 0,5; $Fe_2(PO_4)_3$ 0,5.

Aber auch in dieser Lösung fand nur geringes Wachstum statt und die Pflanzen faulten von unten herauf ab. Als dann im Frühjahr des folgenden Jahres die Versuche mit mehr verdünnten Nährlösungen und bei niedrigerer Temperatur von Neuem angestellt wurden, war das Resultat wesentlich anders.

Versuch 6. Der erste derartige Versuch wurde schon Ende Februar im Kulturhaus begonnen, als das Wasser im Durchschnitt eine Temperatur von etwa 12° C hatte. Es wurden zu diesem Versuche je sechs möglichst gleichwertige, terminale Stücke von Ranunculus fluitans benutzt und dabei auf die Entwicklung der Wurzeln geachtet. Ein Teil a) wurde in einem Glasaquarium in Leitungswasser, der andere Teil b) in einem Holzkübel mit Leitungswasser + 0,1‰ Nährsalz ohne Calcium angesetzt. Die Bedingungen des Versuches waren insofern verschieden, als die Pflanzen im Glasaquarium von allen Seiten hell beleuchtet waren, im Holzkübel dagegen war nur schwache Beleuchtung, da die schrägen Lichtstrahlen bei der einseitigen Beleuchtung des Glashauses nur wenig in das Wasser eindringen konnten und deshalb die Bedingungen für die Entwicklung der Wurzeln weit günstiger waren. Nach Untersuchungen von L. Kny[12]) wird nämlich das Längenwachstum der Bodenwurzeln durch diffuses Tageslicht verzögert, durch Dunkelheit begünstigt. Trotzdem fand sich folgendes Resultat:

(Tabelle siehe nächste Seite oben.)

Ein weiterer Versuch mit Nährsalzlösung wurde Anfang März im Viktoriahaus angesetzt. Infolge der kalten Witterung in diesem Monat

	Anzahl der Wurzeln							Gesamtlänge der Wurzeln						
	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	Sa.	I.	II.	III	IV.	V.	VI.	Sa.
a)	3	2	3	3	0	0	**11**	17,0	2,5	5,5	16,6	0	0	**41,6**
b)	3	0	0	1	1	3	**8**	1,1	0	0	0,5	0,1	11,0	**12,7**

war auch hier die Temperatur des Wassers im Durchschnitt die gleiche wie im vorigen Versuch, d. h. etwa 12° C.

Versuch 7. Je fünf ziemlich gleichwertige, 30 cm lange, terminale Stücke von Ranunculus fluitans wurden in Holzkübeln verankert. Zu dem Versuch wurde reines Leitungswasser verwendet, teilweise mit Nährsalzen die Stickstoff enthielten, einmal ohne Nährsalz und einmal nur mit Salpeter. Die Lösungen kamen in folgender Weise zur Verwendung:

I. Leitungswasser ohne Zusatz,
II. „ mit Erde,
III. „ + 0,3‰ KNO_3,
IV. „ + 0,1‰ Nährsalz v. d. Crone,
V. „ + 0,5‰ „ „ „

Das Resultat des Versuches gibt umstehende Tabelle.

(Tabelle siehe nächste Seite.)

Die Länge der Wurzeln weist bedeutende Unterschiede auf. Im Fall I findet sich die größte Länge, im Fall III die geringste. Im ersten Fall haben wir es mit reinem Leitungswasser zu tun, dem keinerlei Nährstoffe beigegeben sind, während im dritten Falle 0.3‰ Salpeter im Wasser gelöst waren. Berechnet man in den übrigen Fällen die Menge des gelösten Salpeters, so zeigt sich die auffallende Tatsache, daß je weniger Salpeter im Wasser vorhanden ist, je größer die Länge der Wurzeln ist. Sehen wir von Fall II ab, für den ich keine Stickstoffbestimmung gemacht habe, so ist der Zusatz an Salpeter für die einzelnen Lösungen von je 30 l folgender: Nr. I 0 g; Nr. IV 1.2 g; Nr. V 6.0 g; Nr. III 9.0 g.

Die in diesen Lösungen erreichte Wurzellänge: Nr. I 194.5; Nr. IV 160.0; Nr. V 110.0; Nr. III 61.0. Auch die Anzahl der Wurzeln wächst, wie aus der Tabelle hervorgeht, in gleicher Weise wie die Länge der Wurzeln.

Eine gleiche Erfahrung machte W. Benecke[1]) an den Rhizoiden der Brutknospen von Lunularia cruciata. In seiner Arbeit „Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata" widmet er ein Kapitel

Dauer des Versuches 21 Tage.

Die Zahlen in den Klammern geben die Anzahl der Wurzeln an.

		Gesamtlänge der Wurzeln	Gesamtlänge der Sprosse
Nr. I.	1.	37,0 (4)	58,0
	2.	105,0 (8)	51,0
	3.	11,5 (2)	42,0
	4.	18,0 (3)	57,0
	5.	23,0 (4)	45,0
		194,5 (21)	253,0
Nr. II.	1.	17,0 (3)	45,0
	2.	14,0 (3)	55,0
	3.	7,5 (1)	14,0
	4.	4,0 (1)	45,0
	5.	51,0 (7)	40,0
		93,5 (15)	229,0
Nr. III.	1.	24,5 (2)	47,0
	2.	9,0 (3)	50,0
	3.	4,5 (3)	46,0
	4.	1,0 (1)	43,0
	5.	22,0 (5)	52,0
		61,0 (14)	238,0
Nr. IV.	1.	51,0 (6)	49,0
	2.	25,0 (3)	44,0
	3.	38,0 (5)	54,0
	4.	28,0 (3)	57,0
	5.	18,0 (2)	52,0
		160,0 (19)	256,0
Nr. V.	1.	30,5 (5)	55,0
	2.	27,5 (4)	60,0
	3	23,0 (4)	52,0
	4.	23,5 (4)	56,0
	5.	5,5 (2)	46,0
		110,0 (19)	269,0

einem Ausblick auf höhere Pflanzen, in welchem die Literatur über die Frage der Einwirkung von Stickstoffverbindungen auf das Wachstum der Wurzeln angegeben ist. Er führt eine Reihe von Beobachtungen an Wurzeln höherer Pflanzen an, die mit seinen Erfahrungen an den Rhizoiden der Brutknospen von Lunularia übereinstimmen. Außer den dort als untersucht aufgeführten Pflanzen zeigt also nach meiner Be-

obachtung auch Raunculus fluitans eine reichlichere Wurzelentwicklung bei Stickstoffmangel als in vollständiger Nährlösung.

Allerdings sind auch im Leitungswasser Stickstoffverbindungen enthalten, doch kommt es hier nur auf einen Vergleich verschiedener Mengen an. Benecke glaubt nun diese Wachstumserscheinung der Wurzeln besser so interpretieren zu können, „daß wir von einer Verkürzung der Wurzeln durch Nitratüberfütterung anstatt von einer Überverlängerung durch Nitratmangel sprechen".

Nehmen wir nun an, daß die Aufnahme von Nährstoffen durch die Wurzeln erfolgt, so müßte bei einer Verkürzung der Wurzeln eine geringere Ernährung der ganzen Pflanze eintreten und die Länge des Sprosses hinter der Länge normal ernährter Pflanzen zurückbleiben. Eine solche Beeinflussung des Sproßwachstums zeigte sich aber bei Ranunculus fluitans nicht. Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist die Länge der Sprosse ziemlich gleichmäßig und nicht von der Länge der Wurzeln abhängig. So zeigt z. B. Nr. I bei einer Wurzellänge von 194,5 cm eine Stammlänge von 253,0 cm, während Nr. V nur 110,0 cm Wurzellänge aber 269,0 cm Stammlänge aufweist. Diese Unabhängigkeit des Sproßwachstums von der Größe der Wurzeln zeigte sich schon früher und ist nur möglich, wenn eine Nahrungsaufnahme durch die ganze Oberfläche der Pflanze erfolgt und die Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln relativ gering ist.

Als dann ein neuer Versuch in ähnlicher Weise Ende März im Viktoriahaus angesetzt wurde, trat helles Wetter ein und durch die Sonnenwärme stieg die Temperatur im Viktoriahaus sehr schnell auf eine ungewöhnliche Höhe. Nach wenigen Tagen waren alle Versuchspflanzen abgefault. Ich glaube, das Faulen der Wasserpflanzen bei einer Kultur in Nährsalzlösungen hauptsächlich auf die Höhe der Temperatur zurückführen zu können, war doch auch bei den ersten Versuchen im August die Temperatur des Wassers in den Kübeln sehr hoch. Dieses Faulen der Pflanzen trat nicht ein, als dann der Versuch in gleicher Weise im Freien angesetzt wurde, wo die Temperatur des Wassers im Durchschnitt 10—12° C hatte und selbst bei andauerndem Sonnenschein sich nicht über 16° C an der Oberfläche erwärmte, während unterhalb die Temperatur geringer war. Die Wirkung der Salpeterlösung auf das Wachstum der Wurzeln war aber bei diesem Versuch nicht so regelmäßig und es scheint, daß trotz der günstigen Resultate der vorhergehenden Versuche hier wohl noch andere Faktoren in Betracht kommen. Natürlich wird das Resultat solcher Versuche auch dadurch beeinflußt, daß das Ausgangsmaterial nicht vollkommen

gleichwertig ist und individuelle Verschiedenheiten eine Rolle spielen. Wichtig war mir bei diesem Versuch, daß auch hier die Länge und das Gewicht der Sprosse ziemlich gleichmäßig war und eine Abhängigkeit von der Größe der Wurzeln nicht zu bemerken war. Aus diesem Verhalten von Ranunculus fluitans schließe ich, daß die Bedeutung seiner Wurzeln für die Nährstoffaufnahme vollkommen zurücktritt, sobald die Pflanze imstande ist, genügend Nährstoffe durch die ganze Oberfläche aufzunehmen. Damit ist aber nicht gesagt, daß den Wurzeln die Funktion der Nährstoffaufnahme vollständig abgeht. Jedenfalls hat sich aber Ranunculus fluitans in allen Versuchen weniger von der Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln abhängig gezeigt, als die übrigen untersuchten Wasserpflanzen.

III. Weitere Versuche über das Wachstum von Wasserpflanzen unter verschiedenen Bedingungen.

Um die Nahrungsaufnahme einmal durch die Wurzeln und zum andern Male durch die Blätter zu verhindern, wurden diese Teile in destilliertes, d. h. nährstoffreies Wasser gebracht. Ich benutzte zu dem Versuche folgende Anordnung: In den durchbohrten und halbierten Korken einer weithalsigen Glasflasche wurden bewurzelte Exemplare von Elodea canadensis mit Hilfe von mit flüssigem Paraffin getränkter Watte so befestigt, daß der untere Teil mit den Wurzeln sich in der Flasche in destilliertem Wasser befand. Das Ganze stand in einem Glasaquarium, in dem eine Schicht Erde und darüber Leitungswasser war, so daß der obere Teil in nährstoffhaltendem Wasser stand. In einem anderen Aquarium war die Anordnung umgekehrt. Die Wurzeln waren in der Flasche in Berührung mit stark wasserhaltiger Erde, der Sproß befand sich in destilliertem Wasser. Der Versuch konnte aber nicht durchgeführt werden, da die Pflanzen, deren oberer Teil sich in destilliertem Wasser befand, bald bleich und schlaff herunterhingen und sich auch nach Einleiten von Kohlensäure in das destillierte Wasser nicht veränderten. Erst als das destillierte Wasser durch Leitungswasser ersetzt war, richteten sich die Pflanzen wieder auf und nahmen allmählich wieder grüne Farbe an, waren aber zu sehr erschöpft, um eine Fortsetzung des Versuches zu ermöglichen.

Versuch 8. Der Versuch wurde dann in folgender Abänderung erneuert: Statt des destillierten Wassers wurde reines Leitungswasser benutzt und der Versuch in Holzkübeln im botanischen Garten ausgeführt; als Versuchsobjekt wurde wieder Elodea canadensis benutzt. Die anfängliche Länge des Sprosses war nicht immer gleich, sie wurde

über der Insertionsstelle der Wurzel gemessen und der Zuwachs in Prozenten berechnet. In dem ersten Versuche war die Länge der Sprosse:

1. Wurzel in Erde, Sproß in reinem Leitungswasser: I. 5 cm, II. 5 cm, III. 10 cm, IV. 7 cm = Sa. **27,0 cm.**
2. Wurzeln in reinem Leitungswasser, Sproß in Leitungswasser über Erde: I. 12 cm, II. 7 cm, III. 5 cm, IV. 5 cm = Sa. **29,0 cm.**
3. Normale Bedingungen: Wurzeln in Erde, Sproß im Wasser über der Erde: I. 7 cm, II. 13 cm, III. 9 cm, IV. 9 cm = Sa. **38,0 cm.**

Nach Verlauf von 15 Tagen war bereits ein Ausschlag im Wachstum zu bemerken, so daß der Versuch abgebrochen werden konnte. Die Länge des Sprosses wurde in gleicher Weise gemessen wie zu Beginn des Versuches:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 27,0 II. 12,0 III. 14,5 IV 8,0	61,5 — 27,0	127,78
	61,5	34,5	
2)	I. 15,5 II. 13,0 III. 12,0 IV. 9,0	49,5 — 29,0	70,69
	49,5	20,5	
3)	I. 41,0 II. 67,0 III. 43,0 IV. 47,5	198,5 — 38,0	422,37
	198,5	160,5	

Bei 1. waren die Wurzeln von II. und IV. nicht normal entwickelt.

Im Fall 1 konnten nur die Wurzeln Nahrung aufnehmen, im Fall 2 nur der Sproß und die Blätter, im Fall 3 sowohl Wurzel als Sproß und Blätter. Das Resultat des Versuches spricht dafür: 1. daß die Aufnahme durch die Wurzeln von größerer Bedeutung ist, als die Aufnahme durch Sproß und Blätter: 2. daß zu einem besten Wachstum die Aufnahme sowohl durch die Wurzeln als durch die Blätter erforderlich ist.

Versuch 9. Der vorstehende Versuch wurde in gleicher Anordnung mit Potamogeton densus wiederholt. Die anfängliche Länge von Sproß und Seitentrieben war:

1) I. 7,5 + 5,5; II. 4,0 + 5,0; III. 4,0 + 4,0; IV. 4,5 + 4,5 = Sa. **39,0 cm.**
2) I. 4,0 + 4,0; II. 2,0 + 2,0; III. 4,0 + 3,5; IV. 4,0 + 6,0 — Sa. **29,5 cm.**
3) I. 5,0 + 3,5; II. 5,0 + 6,0; III. 5,0 + 2,0; IV. 4,0 + 6,0 - Sa. **36,5 cm.**

Nach Verlauf von 15 Tagen waren nur die unter normalen Bedingungen wachsenden Pflanzen völlig intakt, während die übrigen teilweise über dem Kork abzufaulen begannen. Die Größe des Wachstums ist aus folgender Tabelle zu entnehmen:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 12,0 + 9,5 II. 7,0 + 8,5 III. 9,0 + 7,0 IV. 10,5 + 5,0	68,5 — 39,0	75,6
	68,5	29,5	
2)	I. 4,5 + 5,0 II. 4,0 + 3,0 III. 5,0 + 6,5 IV. 5,5 + 10,0	43,5 - 29,5	47,5
	43,5	14,0	
3)	I. 8,0 + 10,0 II. 9,0 + 17,0 III. 5,0 + 11,0 IV. 8,0 + 11,5	79,5 — 36,5	117,8
	79,5	43,0	

Das Resultat bestätigt im wesentlichen das Resultat des Versuches 8.

Bei den vorstehenden Versuchen hatten die Pflanzen unter normalen Bedingungen insofern andere Verhältnisse, als sie nicht wie die übrigen in einem durchbohrten Kork befestigt waren, sondern in natürlicher Weise in der Erde wuchsen. In den folgenden Versuchen wurde dieser Ungleichheit der Verhältnisse dadurch abgeholfen, daß auch die unter normalen Bedingungen wachsenden, ebenso wie die anderen, in dem Korken einer Glasflasche befestigt wurden.

Versuch 10. Es wurden wieder terminale Stücke von Potamogeton densus verwendet, die vor Beginn des Versuches Wurzeln getrieben hatten.

Anfängliche Länge von Sproß und Seitentrieben:

1) I. 8,5; II. 8,0; III. 6,0 = Sa. **22,5 cm**:
2) I. 11,0; II. 6,0; III. 4,0 = „ **21,0 cm**;
3) I. 5,0; II. 8,0; III. 6,5 = „ **19,5 cm**.

Nach Verlauf von 23 Tagen folgendes Ergebnis:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 35,5 II. 33,0 III. 18,0	86,5 — 22,5	284,44
	86,5	64,0	
2)	I. 30,0 II. 20,0 III. 6,0	56,0 — 21,0	166,67
	56,0	35,0	
3)	I. 8,0 II. 27,0 III. 33,5	68,5 — 19,5	251,30
	68,5	49,0	

Versuch 11. Ein weiterer Versuch wurde in gleicher Weise wie der vorstehende mit angewurzelten, terminalen Stücken von Myriophyllum scabratum ausgeführt.

Anfängliche Länge von Sproß und Seitentrieben:

1) I. 12,0; II. 14,0; III. 10,5 = Sa. **36,5 cm**;
2) I. 13,0; II. 16,5; III. 14,5 = „ **44,0 cm**;
3) I. 13,0; II. 12,0; III. 13,0 = „ **38,0 cm**.

Nach Verlauf von 30 Tagen folgendes Ergebnis:

Bedingung	Länge des Sprosses	Zuwachs	Zuwachs in Proz.
1)	I. 28,0 II. 32,0 III. 21,0	81,0 — 36,5	121,91
	81,0	44,5	
2)	I. 21,0 II. 22,0 III. 23,0	66,0 — 44,0	50,0
	66,0	22,0	
3)	I. 31,0 II. 25,0 III. 25,0	81,0 — 38,0	113,16
	81,0	43,0	

In allen Fällen sind die Pflanzen, die in der Erde wurzelten, bedeutend besser gewachsen als die, deren Wurzel in reinem Leitungswasser hing. Es wird also durch die beiden letzten Versuche übereinstimmend eine Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln bewiesen. Es sei noch bemerkt, daß der untere Teil des Sprosses mit leichtschmelzendem Paraffin verschlossen war.

In den folgenden drei Versuchen wurden die Versuchspflanzen teilweise normal mit Wurzeln kultiviert, teilweise in folgender Weise ohne Wurzeln: Die Wurzeln wurden abgeschnitten und die Schnittfläche mit Gips verkittet. Nach dem in kurzer Zeit erfolgten Festwerden des Gipses wurde noch eine Schicht leichtschmelzendes Paraffin darüber gelegt und die Pflanzen so präpariert in normaler Lage in die Erde gesteckt. Die neuentstehenden Wurzeln wurden immer wieder abgeschnitten und die Schnitte in gleicher Weise verkittet. Der erste dieser Versuche wurde mit Elodea canadensis gemacht. Der mittlere Zuwachs betrug 110,0% mit Wurzeln und 63,63% ohne Wurzeln. Der nächste betrifft Myriophyllum scabratum und zeigte einen mittleren Zuwachs von 11,0% mit Wurzeln und 6,25% ohne Wurzeln. Zu dem dritten Versuche wurden junge, bewurzelte Exemplare von Sagittaria natans benutzt, deren Wachstum die Tabelle zeigt:

Gesamtlange der vorhandenen Blätter				Zuwachs	
zu Beginn		nach 4 Wochen			
a)	b)	a)	b)	a)	b)
97,0	124,0	134,0	153,0	1 322,0	930,0
44,0	86,0	92,0	90,0	— 1 007,0	— 848,0
125,0	59,0	129,0	67,0		
104,0	114,0	143,0	108,0	315,0	82,0
122,0	93,0	155,0	87,0	31,28 %	— 9,67 %
108,0	97,0	160,0	142,0		
64,0	52,0	64,0	132,0		
124,0	74,0	163,0	42,0		
123,0	39,0	130,0	52,0		
96,0	110,0	152,0	57,0		
1 007,0	848,0	1 322,0	930,0		

IV. Versuche über die Aufnahme von nachweisbaren Lösungen.

Im folgenden wurde der Versuch gemacht, das Aufsteigen von Flüssigkeiten sichtbar zu machen, die nur durch die Wurzeln aufgenommen sein konnten, sowie die Möglichkeit der Aufnahme von Lösungen durch die ganze Oberfläche zu untersuchen. Trotz zahlreicher Versuche

war ein Aufsteigen von Lithiumnitrat nicht nachweisbar. Es zeigten sich zwar immer rote Linien im Spektrum, die sich aber als Calciumlinien erwiesen, herrührend von auf den Blättern abgelagertem Calciumcarbonat. Diese Versuche wurden sowohl mit Elodea canadensis, als auch mit Ranunculus trichophyllus ausgeführt.

Ein positives Resultat gaben Versuche über das Aufsteigen von Ferrocyankaliumlösung, die sich mit Ferrichlorid als Berliner Blau in den Leitungsbahnen leicht nachweisen läßt. Eine schädliche Einwirkung der Lösung konnte ich nicht bemerken: die Pflanzen waren vielmehr stets bis zur Beendigung des Versuches vollkommen frisch und von gesundem Aussehen.

Versuch 12. In einem Glasgefäß wurde eine einprozentige Lösung von Ferrocyankalium in kaltem Wasser hergestellt. Unverletzte bewurzelte Exemplare von Elodea canadensis wurden so aufgehängt, daß sie mit ihren Wurzeln in diese Lösung eintauchten, während die oberen Teile durch eine Stütze aufrecht erhalten wurden. Die ganze Anordnung befand sich in einem größeren Glaszylinder, in dem durch stets feucht gehaltenes Filtrierpapier eine feuchte Atmosphäre herbeigeführt wurde. Zur Untersuchung wurde am nächsten Tage ein etwa 1 cm großes Stück des Sprosses in der Weise längsgeschnitten, daß nur die mittlere Partie übrig blieb. Diese wurde auf dem Objektträger in Eisenchloridlösung gelegt. Schon mit bloßem Auge, genauer unter dem Mikroskop, zeigte sich stets der mittlere Teil des Längsschnittes von Berliner Blau erfüllt. An den Knoten zeigte sich eine Verbreiterung dieses Streifens. Auch in den Anfang eines Blattes war die Blaufärbung zu verfolgen. Die peripherischen Teile waren stets frei von Färbung. Der Versuch wurde dreimal mit mehr oder weniger deutlichem Erfolge durchgeführt.

In gleicher Weise konnte bei Potamogeton densus ein Aufsteigen der durch die Wurzeln aufgenommenen Lösung von Ferrocyankalium nachgewiesen werden. Die Steighöhe war nur gering, doch zeigte sich auch in den unteren Teilen der Seitentriebe die blaue Farbe. Besonders stark trat die Färbung an den Knoten auf. Die peripherischen Teile waren auch hier frei von Farbe. Nach Bokorny[2]) ist es vorteilhafter Ferrosulfatlösung an Stelle von Ferrocyankaliumlösung zu verwenden. Der Nachweis läßt sich dann mit Ferricyankaliumlösung und Zusatz von wenig Salzsäure als Turnbulls Blau führen. Zu diesem Versuche benutzte ich sowohl bewurzelte wie nicht bewurzelte Exemplare von Elodea canad. Deutliche Blaufärbung in den Leitungsbahnen zeigten nur die mit Wurzeln versehenen. Die übrigen zeigten in der

Peripherie schwache Blaufärbung, die sich auch bei der Untersuchung einer frischen Elodea in Ferricyankalium zeigte. Wahrscheinlich ist die letztere Blaufärbung auf eine Wirkung des eisernen Messers zurückzuführen, mit dem die Pflanzen geschnitten wurden. Der saure Zellsaft bewirkt die Bildung von Ferrosalz, das sich mit Ferricyankalium in gleicher Weise in Turnbulls Blau umsetzt. Dadurch wird die Methode unzuverlässig und unbrauchbar.

Versuch 13. Terminale, etwa 20 cm lange Sprosse von Ranunculus fluitans mit Blättern, aber ohne Wurzeln, wurden teilweise in normaler Lage mit dem unteren Teil in die Lösung von Ferrocyankalium gehängt, zum Teil umgekehrt, sodaß die Blätter und der obere Teil des Sprosses in der Lösung waren, während der basale Teil wie im vorigen Versuch, von Stützen aufrecht erhalten, in feuchter Luft sich befand. Die Versuchspflanzen blieben 24 Stunden unter diesen Bedingungen und zeigten sich nach dieser Zeit noch völlig frisch und ohne eine Spur von Welken.

Bei der Prüfung der wie oben hergestellten Längsschnitte zeigten alle über der Lösung befindlichen Teile Blaufärbung in den Leitungsbahnen, die wieder besonders deutlich in den Knoten hervortrat. Da die aufnehmende Fläche bei den mit den Blättern eintauchenden größer war, so war auch die Intensität der Färbung hier merklich stärker. Die Farbe war in jedem Fall wieder vollständig auf die Leitungsbahnen beschränkt und die peripherischen Teile frei von Färbung. In den Knoten zeigten sich auch die Querschnittsbilder der in die Seitensprosse abgehenden Leitungsbahnen deutlich blau gefärbt. In derselben Anordnung wurden auch bewurzelte Exemplare von Berula angustifolia, Elodea densa und Ranunculus trichophyllus untersucht. Alle nahmen die Lösung sowohl durch die Wurzeln als auch durch die Blätter auf, und immer war in den Knoten der in feuchter Luft befindlichen Teile das Berliner Blau nachzuweisen.

In Verfolgung dieser Versuchsergebnisse untersuchte ich nun die Möglichkeit der Aufnahme und des Aufsteigens von Ferrocyankaliumlösung in ganzen bewurzelten Pflanzen von Ranunculus fluitans. Wegen der großen Länge dieser Pflanzen benutzte ich eine Versuchsanordnung, die der der Ungerschen Versuche entsprach. In die Vorlage einer Glasretorte brachte ich die Lösung von Ferrocyankalium. Die Pflanzen wurden nun einmal mit der Wurzel, das andere Mal mit den Blättern in diese Lösung gebracht, während der übrige Teil durch den Hals der Retorte in die Erweiterung geleitet wurde. Die inneren Wände waren

angefeuchtet, so daß die nicht in die Lösung eintauchenden Teile in feuchter Luft waren und deshalb ein Welken nicht eintrat.

a) Wurzel in der Lösung. Blätter in feuchter Luft:

16. April 1907 nachmittags eingesetzt,
18. „ 1907 morgens etwa 30 cm hoch nachzuweisen,
19. „ 1907 „ nichts nachzuweisen,
20. „ 1907 „ bis oben hin (etwa 50 cm) nachzuweisen.

b) Blätter in der Lösung, der basale Teil mit der Wurzel in feuchter Luft:

16. April 1907 nachmittags eingesetzt,
18. „ 1907 mittags etwa 10 cm hoch nachzuweisen,
19. „ 1907 morgens bis ans basale Ende (etwa 30 cm) nachzuweisen,
20. „ 1907 „ ebenso.

Es haben sich bei diesen Untersuchungen immer einzelne Pflanzen gefunden, in denen die Lösung nicht nachzuweisen war. Ich vermute, daß es sich hier um alte Pflanzen handelte oder solche, die noch im Zustand der Winterruhe waren. Es ist also erforderlich, stets eine größere Menge Exemplare zu untersuchen, damit man nicht zu falschen Schlüssen kommt. Aus diesen Versuchen hat sich ergeben, daß sowohl durch die Wurzeln als auch durch die Blätter Lösungen aufgenommen werden können.

Ich versuchte nun die Bedingungen, den natürlichen dadurch näher zu bringen, daß ich in die Vorlage der Retorte die Lösung und in die Retorte selbst Wasser gab, so daß die beiden Enden der Pflanzen in Flüssigkeit tauchten und nur der mittlere Teil im Hals der Retorte sich in feuchter Luft befand.

a) Wurzeln in Lösung, Blätter in Wasser:

23. April 1907 nachmittags eingesetzt,
25. „ 1907 „ etwa 10 cm hoch nachzuweisen,
26. „ 1907 morgens ebenso bis 10 cm,
nachmittags „ „ 10 „
27. „ 1907 morgens nichts nachzuweisen.

b) Blätter in Lösung, Wurzeln in Wasser:

23. April 1907 nachmittags eingesetzt,
25. „ 1907 „ nichts nachzuweisen.,
26. „ 1907 morgens bis 5 cm „
nachmittags nichts „
27. „ 1907 morgens bis 5 cm „

c) Auf beiden Seiten Lösung:

Zwei lange Exemplare blieben 3 Tage im Apparat. In dem ersten war die Lösung bis 20 cm hoch nachzuweisen, dann folgte eine Strecke von 10 cm ohne Lösung und darauf war die etwa 10 cm rückwärts auf-

gestiegene Lösung nachzuweisen. In der anderen Pflanze war weder vorwärts noch rückwärts etwas aufgestiegen. In dieser Anordnung erwies sich der aufsteigende Strom stets stärker als der absteigende, obwohl die aufnehmende Fläche bei den Wurzeln geringer war als bei den Blättern. Ich möchte deshalb auch den Ungerschen Versuch im Prinzip nicht bezweifeln, obwohl mir die Menge des beförderten und ausgeschiedenen Wassers zu groß erscheint.

Betrachten wir die vorstehenden Versuche, so hat sich ergeben, daß bei festgewurzelten Wasserpflanzen die Möglichkeit der Nährstoffaufnahme durch die Wurzeln aus dem Boden für das Wachstum von großer Bedeutung ist. In der ersten Versuchsreihe zeigten Pflanzen, die im Boden wurzelten, ein größeres Längenwachstum und kräftigere Entwicklung als solche, die über der Erde im Wasser verankert waren. Letztere waren im stande, da das Wurzelsystem nicht beschädigt, sondern nur am Eindringen in den Boden gehindert wurde, sowohl durch die Oberfläche der ganzen Pflanze, als auch durch die Wurzeln Nährstoffe dem Wasser zu entnehmen und waren deshalb auch alle gewachsen. Aber die Größe des Wachstums blieb mehr oder weniger stark hinter dem Wachstum der Pflanzen zurück, die mit Hilfe ihrer Wurzeln auch aus dem Boden Nährstoffe aufnehmen konnten. Würde man die Wurzeln nur als Haftorgane betrachten und die Funktion der Nahrungsaufnahme der ganzen Oberfläche zuschreiben, so müßte gleich starkes Wachstum eingetreten sein, da in beiden Fällen die Oberfläche gleichen Bedingungen ausgesetzt war. Wir können somit die Wurzeln nicht nur als Haftorgane betrachten, sondern müssen ihnen auch die Funktion der Nährstoffaufnahme aus dem Boden wie bei den Landpflanzen zuschreiben.

Eine weitere Bestätigung dieser Anschauung brachten die Versuche der dritten Reihe. Hier war die Wurzel einerseits in Erde, die Oberfläche der Pflanze in nährstoffarmem Wasser, und andererseits die Wurzel in nährstoffarmem Wasser und die Oberfläche in nährstoffreichem.

Es zeigte sich auch hier ein stärkeres Wachstum, wenn die Wurzel imstande war Nährstoffe aufzunehmen, wohingegen die Pflanzen, die nur durch die Oberfläche aufnehmen konnten, zurückgeblieben waren. Ein exakter Beweis inwieweit überhaupt eine Nährstoffaufnahme durch die Oberfläche stattfindet, war aber durch Kulturversuche nicht zu erbringen wegen der Unmöglichkeit, die Pflanzen so zu kultivieren, daß der obere Teil in destilliertem, d. h. völlig nährstoffreiem Wasser stand. Dieselbe Erfahrung hat G. Hochreutiner [19]) gemacht.

Er hat diese Methode wegen der groben praktischen Schwierigkeiten verlassen, obwohl, wie er sagt, seine Versuche der Theorie der Wasseraufnahme durch die Wurzeln im allgemeinen günstig waren. Auch die Versuche, in denen die Pflanzen teilweise ohne Wurzeln kultiviert wurden, teilweise durch Eingipsen der Wurzeln die Funktion der Nährstoffaufnahme ausgeschaltet wurde, ergaben im Vergleich zu normal mit Wurzeln kultivierten ein besseres Wachstum der letzteren. Ein direktes Sichtbarmachen des von den Wurzeln durch die ganze Pflanze aufsteigenden Stromes gelang in der IV. Versuchsreihe. Es zeigte sich, daß Ferrocyankalium zu diesen Versuchen sich gut eignete, während ein Aufsteigen von Lithiumnitrat entgegen den Angaben von Pond nicht nachgewiesen werden konnte. Von besonderer Wichtigkeit war die Tatsache, daß das Berliner Blau nur in den Leitungsbahnen vorhanden war und die peripherischen Teile frei von Farbstoff waren. Damit ist bewiesen, daß die Lösung von Ferrocyankalium wirklich im Innern der Pflanze aufgestiegen ist und sich nicht kapillar auf der Außenfläche des Sprosses emporgesaugt hat. Dieser Beweis ist bei Versuchen mit Lithiumnitrat insofern schwer zu erbringen, als bei Wasserpflanzen die Oberfläche des Sprosses stets feucht sein muß und daher ein äußerliches, kapillares Emporsteigen der Lösung sehr leicht möglich ist. Aus der Erfahrung, daß der aufsteigende Strom sich in den letzten Versuchen dieser Reihe stärker erwies als der absteigende, schließe ich, daß auch in der Natur der erstere überwiegt. Dieser Schluß hat umso größere Berechtigung, als er mit den Resultaten der Kulturversuche im Einklang ist. Die geringe Steighöhe, die der aufsteigende Strom erreicht hatte, wenn auf beiden Seiten Flüssigkeit war, läßt auf eine sehr langsame Wasserbewegung unter natürlichen Verhältnissen schließen, die aber stark beschleunigt wird, sobald der eine Teil nicht mehr in Wasser taucht, so daß also eine Transpiration eintritt. Die bewiesene Möglichkeit der Aufnahme von Lösungen durch die ganze Oberfläche erklärt das Verhalten losgerissener Wasserpflanzen, die auch im Wasser schwimmend nicht zugrunde gehen, sondern weiter wachsen, sogar blühen und vor allen Dingen Wurzeln treiben können, bis sie wieder in der Lage sind, Nährstoffe aus dem Boden aufzunehmen.

Hier sei auch an das Bluten von Wasserpflanzen erinnert, wie es Wieler [28]) nachgewiesen hat. Wieler fand, daß sowohl Elodea canadensis wie auch Myriophyllum proserpinacoides bluten; selbst bei dem unbewurzelten Ceratophyllum hat er Bluten nachgewiesen. Ich konnte auch bei Elodea densa Bluten dadurch nachweisen, daß ich die Pflanze

im Bassin des Viktoriahauses an ihrem normalen Standort köpfte, den oberen Teil über Wasser befestigte und ein Glasgefäß darüber setzte, um die Verdunstung zu verhindern. Daraus ergibt sich jedenfalls das Vorhandensein eines aufsteigenden Wasserstromes, der unter einem gewissen Druck steht und austritt, wenn der Sproß oben abgeschnitten wird. Durch die Versuche mit Ferrocyankaliumlösung habe ich dann auch nachweisen können, daß sich dieser Wasserstrom in dem zwar reduzierten, aber doch deutlich vorhandenen Gefäßsystem bewegt.

Eine schöne Ergänzung der Wielerschen Untersuchungen über das Bluten der Wasserpflanzen bieten noch die in der Einleitung erwähnten Angaben von Weinrowsky und v. Minden über die Ausscheidung flüssigen Wassers aus den Hydathoden der Blätter.

Daß ein aufsteigender Wasserstrom, der in Lösung befindliche Nährstoffe den oberen Teilen zuführt, vorhanden sein muß, geht auch aus einem Versuch hervor, den Goebel[6]) in seiner „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane“ anführt. Es heißt dort: „Elodea canadensis z. B. habe ich in Erde unter Glasglocke mit gut entwickelten Sprossen gezogen, ebenso Hydrocharis.“ Und weiter unten heißt es: „Von einer ganzen Anzahl anderer Wasserpflanzen aber kennt man keine Landformen. So für Potamogeton-Arten, Najas, Zanichellia etc.: die meisten dieser Pflanzen können, wie oben erwähnt, wenn sie hinreichend gegen Verdunstung geschützt sind, wohl auch außerhalb des Wassers wachsen. Isoëtes lacustris z. B. ziehe ich auf diese Weise seit $^3/_4$ Jahren als Landpflanze.“ Wenn nun auch in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum die Feuchtigkeitsverhältnisse nicht viel anders sind als im Wasser, so konnte doch eine Aufnahme von Nährstoffen nur durch die Wurzeln aus dem Boden erfolgen. Die Oberfläche der Pflanzen konnte dabei nur Wasserdampf oder kondensiertes Wasser aufnehmen; in beiden sind aber keine Nährstoffe enthalten, die zur Hervorbringung „gut entwickelter Sprosse“ erforderlich sind.

B. Schwimmende Wasserpflanzen.

Die folgenden Untersuchungen beziehen sich auf nicht im Boden wurzelnde, auf der Oberfläche des Wassers schwimmende Pflanzen. Bevor ich jedoch auf die eigentliche Frage nach der Nährstoffaufnahme dieser Pflanzen eingehe, möchte ich zunächst einige Untersuchungen anführen, die sich mit allgemeinen Ernährungsfragen sowie mit der Wirkung des Kupfersulfats bei *Lemna minor* befassen. Man findet diese kleine Pflanze in stehenden Gewässern oder in stillen Buchten am Rande

langsam fließenden Wassers. Ihr bestes Gedeihen findet sie in Teichen, in denen viel organische Substanzen, sei es aus Versenkgruben oder sonstigen Einflüssen, faulen. In klaren, reinen Wässern findet man Lemna selten. In Anbetracht dieser Tatsache fragte es sich, ob Lemna minor auf organische Substanzen angewiesen ist oder dem Wasser nur die anorganischen Nährstoffe entnimmt. Man findet die volkstümliche Anschauung verbreitet, daß Lemna minor eine desinfizierende Wirkung ausübe und üble Gerüche beseitige, somit also organische Verbindungen verarbeite. Zur Beantwortung dieser Frage wurden Kulturversuche sowohl in rein anorganischen Nährlösungen als auch in solchen mit organischen Nährstoffen angestellt.

I. Versuche über das Wachstum von Lemna minor in Nährlösungen.

Versuch 14. Ich untersuchte zunächst, ob in Wasser mit Erde ein besseres Wachstum stattfinde, als in reinem Leitungswasser. Zu diesem Zwecke wurde ein Teil Pflanzen in reinem Leitungswasser angesetzt, ein anderer Teil in Wasser mit Erde. Schon nach wenigen Tagen zeigte sich, daß die Pflanzen in Wasser mit Erde entschieden kräftiger waren und sich stärker vermehrt hatten. Es fragte sich nun, ob anorganische Nährsalze genügen würden, oder ob eine Abhängigkeit von organischen Nährstoffen zu konstatieren sei.

Versuch 15. Der Versuch wurde in Glaszylindern im Kulturhaus mit je fünf zweiblättrigen Exemplaren von Lemna minor angesetzt. Im ersten bis fünften Gefäß befand sich Nährsalzlösung v. d. Crone in folgenden Konzentrationen: $1\,^0/_{00}$, $2\,^0/_{00}$, $3\,^0/_{00}$, $5\,^0/_{00}$ und $10\,^0/_{00}$. Im sechsten bis zehnten Gefäß eine organische Nährlösung ebenso: $1\,^0/_{00}$, $2\,^0/_{00}$, $3\,^0/_{00}$, $5\,^0/_{00}$ und $10\,^0/_{00}$. Die organische Nährlösung wurde in folgender Weise hergestellt: 200 g frischer Kuhmist wurden mit 600 g destilliertem Wasser ausgekocht, durch ein Tuch gepreßt und wieder gewogen. Es blieben 135 g Rückstand, somit waren 65 g im Wasser verteilt, z. T. gelöst. Diese Flüssigkeit wurde dann mit destilliertem Wasser auf 650 g gebracht und von dieser Lösung (1 : 10) wurden entsprechende Mengen mit destilliertem Wasser verdünnt. Um die Haltbarkeit des Dekoktes zu erhöhen, wurde das Filtrat noch einmal aufgekocht und wie die anorganische Lösung mit Kupfersulfat im Verhältnis 1 : 1000000 versetzt. Nach Verlauf von 21 Tagen war das Aussehen der Pflanzen in der organischen Nährlösung bleich und krankhaft, während die der anorganischen Lösung kräftig grün waren. Am kräftigsten waren die Pflanzen in der stärksten Lösung ($10\,^0/_{00}$) entwickelt. Um einen zahlenmäßigen Vergleich zu haben, wurden im folgenden die einzelnen Blättchen gezählt:

Anorganische Lösung:		Organische Lösung:	
1)	97 einzelne Blättchen	6)	39 einzelne Blättchen
2)	104 „ „	7)	37 „ „
3)	152 „ „	8)	44 „ „
4)	93 „ „	9)	47 „ „
5)	89 „ „	10)	55 „ „

Aus diesem Versuch ergibt sich, daß Lemna minor in anorganischer Lösung ausgezeichnet wächst und organische Substanzen nicht nur nicht erforderlich, sondern sogar weniger gut geeignet sind.

Versuch 16. Um eine längere Einwirkung einer organischen Nährlösung auf das Wachstum von Lemna minor zu untersuchen, wurden in vier Tonschalen je 10 zweiblättrige Exemplare im Freien kultiviert. Es wurde wieder Nährsalzlösung v. d. Crone benutzt und zwar in der ersten Schale $10\,^0/_{00}$ und in den drei anderen $2{,}5\,^0/_{00}$. No. 2) war mit einer Mattscheibe bedeckt, die anderen mit einer blanken Glasscheibe. No. 4) wurde ohne Wurzeln eingesetzt und alle neu auftretenden Wurzeln gleich abgeschnitten. Der Versuch wurde über zwei Monate fortgesetzt. Sobald in den Lösungen Algen auftraten, wurden die Gefäße gereinigt und die Lösungen erneuert, die Pflanzen für diese kurze Zeit in reines Leitungswasser gebracht. Nach Beendigung des Versuches war die Anzahl der einzelnen Blättchen folgende:

1)	5458	einzelne Blättchen.	Aussehen normal,
2)	1772	„ „	klein und zusammenhängend.
3)	3203	„ „	„ „ „
4)	3236	„ „	„ „ „

Auf das Resultat unter 2) komme ich später zurück.

Die Wurzeln von 1) hängen schlaff herab und haben ein weißes Aussehen. Das Chlorophyll ist fast ganz verschwunden, nur an einzelnen Spitzen zeigt sich noch etwas Grün. Eine Plasmolyse ist nicht zu bemerken. Sie sind stark mit Algen besetzt. Es muß als sehr auffallend bezeichnet werden, daß Lemna minor, wie dieser Versuch zeigt, selbst in einer Nährlösung von $10\,^0/_{00}$ längere Zeit kräftig zu gedeihen vermag. Es ist das eine Konzentration, die die für Phanerogamen normale bei weitem übersteigt. Die Blättchen der Pflanze haben sich aber nichtsdestoweniger kräftig entwickelt, nur die Wurzeln schienen stark angegriffen zu sein.

Es geht also aus diesem Versuch hervor, daß Lemna minor am besten gedeiht, wenn große Mengen anorganischer Nahrung vorhanden sind. Wir können sie somit als Vielfresser bezeichnen. Die Mit-

wirkung von Lemna bei der Zersetzung organischer Verbindungen ist wohl nur passiv. Infolge ihrer starken Vermehrung beschattet sie die Teiche und begünstigt dadurch die Tätigkeit der Bakterien. Je mehr organische Stoffe zersetzt werden, um so konzentrierter wird die Lösung der daraus entstandenen anorganischen Verbindungen und um so günstiger sind die Wachstumsbedingungen für Lemna.

Das Verhalten der Wurzeln in der konzentrierten Nährlösung verdient besondere Beachtung. An gesunden Wurzeln habe ich nie größere Mengen von Algen gefunden, wohingegen alle abgestorbenen Pflanzenteile im Wasser mit Algen, besonders Diatomeen, besetzt sind. Nimmt man das Ausbleiben einer Plasmolyse und das Verschwinden des Chlorophylls hinzu, so kann man wohl sagen, daß die Wurzeln jedenfalls nicht in normalem Zustande waren. Daß dennoch ein so starkes Wachstum eingetreten ist, deutet darauf hin, daß die Wurzeln für die Nährstoffaufnahme keine besondere Bedeutung haben. Einen weiteren Beweis für diese Annahme bildet ein Vergleich von 3) und 4). In einem Falle waren keine Wurzeln vorhanden und doch ist ein Unterschied im Wachstum nicht zu bemerken. Auf diese Frage werde ich unten noch weiter eingehen.

Versuch 17. In Versuch 16) zeigte es sich, daß eine Verminderung der Lichtintensität, verursacht durch Auflegen einer Mattscheibe auf das Kulturgefäß, das Wachstum der Pflanzen zurückgehalten hat. Um den Einfluß der Lichtintensität genauer kennen zu lernen, benutzte ich Seidenpapier, das zwischen 2 blanke Glasscheiben gelegt wurde, zur Erzielung einer mehr oder weniger großen Schwächung des Lichtes. Je fünf zweiblättrige Exemplare wurden in Tonschalen mit Wasser und passender Erde im Garten kultiviert.

Schale 1) wurde nur mit einer reinen Glasscheibe bedeckt. Die weiteren mit 2 Glasscheiben dazwischen
„ 2) 1 Lage Seidenpapier
„ 3) 2 Lagen „
„ 4) 4 „ „

Der Versuch wurde von Mitte August bis Mitte September im Freien bei größtenteils hellem Wetter ausgeführt. Nach Verlauf dieser Zeit war folgender Bestand zu konstatieren:

1) 110 Blättchen.
2) 141 „
3) 114 „
4) 106 „

Es zeigt sich, daß sowohl eine allzustarke als auch eine zu schwache Beleuchtung ungünstig auf das Wachstum einwirken, woraus sich auch das Zurückbleiben der mit Mattscheibe bedeckten Kultur erklärt. Eine gleiche Beobachtung konnte ich an einem natürlichen Standort der Lemna minor im Dachauer Moor machen. Hier schwamm die Pflanze auf einem Graben mit stillstehendem Wasser ohne jegliche Beschattung. Im Frühjahr hatte sich die Pflanze so stark vermehrt, daß sie eine dichte Decke auf dem Wasser bildete. Als ich aber im Hochsommer nachsah, waren sehr viel weniger Exemplare vorhanden. Es steht das auch im Einklang mit dem Vorkommen und der starken Vermehrung der Lemna in leicht beschatteten Teichen. Zu denken wäre allerdings, daß hier auch die Temperatur eine Rolle spielt.

II. Versuche über die Empfindlichkeit der Lemna minor gegen Kupfersulfat.

In den Kulturgefäßen, in denen man Lemna kultiviert, stellen sich nach kurzer Zeit zahlreiche Algen ein. An den Wänden des Gefäßes bildet sich ein dicker, grüner Überzug und die Oberfläche des Wassers wird von einer leichten, dünnen Algendecke überzogen. Wird diese Decke stärker, so umschließt sie die Lemna und hindert sie in ihrem Wachstum. Ich habe nun mit Erfolg Kupfersulfatlösungen in Verdünnungen von 1 : 100000 bis 1 : 300000 angewendet, um diese Algen zu zerstören. In einer neueren Arbeit von Moore und Kellerman [14]) sind zahlenmäßige Angaben über die tödliche Wirkung verdünnter Lösungen von Kupfersulfat auf Algen gegeben, eine Wirkung, die schon von Nägeli [15]) beobachtet wurde. Zu einer weiteren praktischen Prüfung dieser Angaben hatte ich Gelegenheit, als im Bassin des botanischen Gartens Kulturen von Myriophyllen gemacht wurden, die bald ganz von Algen umsponnen waren. Nach Zusatz von Kupfersulfat im Verhältnis 1 : 250000 waren die Algen schon am folgenden Tag abgestorben und traten nicht wieder auf. Es war nun interessant festzustellen, inwieweit Lemna minor gegen Kupfersulfatlösungen empfindlich wäre. Zu diesem Zwecke wurden folgende Versuche angestellt:

Versuch 18. Im Glashaus des Instituts wurde Lemna minor in Nährsalzlösung v. d. Crone 2,5 ‰ mit Zusatz von Kupfersulfat:

1) 1 : 10000
2) 1 : 20000
3) 1 : 50000 kultiviert.

Nach Verlauf von 14 Tagen war:

1) abgestorben und völlig weiß.

2) zum größten Teil weiß, nur wenig grün, hatte sich aber etwas vermehrt.
3) gewachsen, grün, nur am Rande der Blätter weiß.

Versuch 19. Ebenso im Glashaus je 5 zweiblättrige Exemplare von Lemna minor in Nährlösung v. d. Crone mit Zusatz von Kupfersulfat in folgender Verdünnung kultiviert:

1) 1 : 20000
2) 1 : 30000
3) 1 : 40000
4) 1 : 50000
5) 1 : 60000

Nach Verlauf von 20 Tagen hatte:

1) 13 einzelne Blättchen; nur in den jüngsten war ganz wenig Chlorophyll, sonst waren die Blättchen weiß und abgestorben,
2) 21 Blättchen; die alten waren weiß und abgestorben und nur in 12 Blättchen war wenig Chlorophyll.
3) 26 Blättchen; 12 waren grün, die anderen weiß oder mit weißen Rändern,
4) 23 Blättchen: 9 waren ganz grün, die anderen mit weißen Rändern,
5) 28 Blättchen; 16 waren ganz grün, die anderen mit weißen Rändern.

Versuch 20. Dieser Versuch wurde im botanischen Garten in eingegrabenen Glaszylindern mit je fünf zweiblätterigen Exemplaren von Lemna minor angesetzt. In folgender Verdünnung wurde Kupfersulfat zugegeben:

1) 1 : 20000
2) 1 : 50000
3) 1 : 70000
4) 1 : 85000
5) 1 : 100000
6) 1 : 150000

Nach Verlauf von 21 Tagen war folgendes zu konstatieren:

1) war weiß und ohne Vermehrung abgestorben,
2) 27 Blättchen, ganz wenig grün,
3) 31 „ schlecht entwickelt, z. T. abgestorben,
4) 51 „ „ „
5) 59 „ „ „
6) 50 „ am besten entwickelt.

Aus den angeführten Versuchen geht hervor, daß eine Konzentration des Kupfersulfates von 1 : 10000 die schwächste Konzentration ist, die ein direktes Absterben der Pflanze herbeiführt. Eine Konzentration von 1 : 100000 wird zwar für kurze Zeit ertragen, ist aber bei längerer Einwirkung schädlich. Eine praktische Anwendung von Kupfer-

sulfat zur Entfernung der Lemna minor, die besonders in Karpfenteichen recht lästig ist, da sie in dichtem Überzug die Erwärmung des Wassers erschwert, ist wegen der dazu erforderlichen hohen Konzentration nicht möglich.

III. Versuche über die Bedeutung der Wurzeln für die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen schwimmenden Wasserpflanzen.

Schneidet man die Wurzeln einer Lemna ab, so ist die Pflanze leicht umzuwerfen, so daß sie mit der Unterseite nach oben schwimmt Mit langen Wurzeln versehen legen sich die Pflanzen nur so, daß die Wurzeln wagerecht liegen und kehren bald in die normale Lage zurück. Es ist gar nicht möglich, bewurzelte Pflanzen auf den Rücken zu legen. Schneidet man die Wurzeln nur bis auf 1 cm ab, so gelingt es vielleicht, die Pflanze durch heftige Bewegung des Wassers schräg auf den Rücken zu legen, nicht aber horizontal. Bei der geringsten Erschütterung tritt ein Zurückkehren in die normale Lage ein. Pflanzen, deren Wurzeln man vollständig abgeschnitten hat, schwimmen dagegen leicht und gut auf dem Rücken und kehren nur schwer in die normale Lage zurück. Beim Sinken des Wasserspiegels, hervorgerufen durch Verdunsten des Wassers, blieben Pflanzen ohne Wurzeln leicht flach mit der Unterseite an den Seitenwänden des Gefäßes hängen.

Läßt man eine abgeschnittene Wurzel im Wasser frei schwimmen, so sinkt sie langsam unter. Die Wurzel ist also schwerer als Wasser, die Spitze am schwersten. Jedenfalls beweist dieses Verhalten, daß die Wurzeln „der schwimmenden Pflanze Halt gegen Umgeworfenwerden verleihen", wie das schon Goebel[7]) hervorgehoben hat.

Die wichtigste Funktion der Wurzeln bei den Lemnaarten ist somit eine mechanische. Dieser Ansicht ist auch Hegelmaier[8]), der in seiner Monographie der Lemnaceen den Wurzeln jeden anderen Nutzen für die Pflanze abspricht. Er sagt darüber: „ . . . einer der einleuchtendsten Belege für die gewiß richtige Ansicht, daß der Hauptnutzen der Wurzeln der Lemnaceen in der Beihilfe besteht, welche sie zur Erhaltung der Pflänzchen in horizontal schwimmender Lage leisten: daß sie nicht hinreichen, den Bedarf derselben an Wasser durch Aufsaugung zu decken, dieses vielmehr durch die ganze ins Wasser tauchende Fläche des Sprosses aufgenommen werden muß, wird bewiesen durch den leicht mit demselben Erfolg zu wiederholenden Versuch Gasparinis, nach welchem Individuen, die nur noch mit den Wurzeln ins Wasser tauchend gehalten werden, in kurzer Zeit vertrocknen; daß andererseits ihre Anwesenheit nicht unumgänglich not-

wendig für die Existenz der Pflanzen ist, geht nicht bloß aus der von Hoffmann berichteten Erfahrung an Spirodela polyrrhiza hervor, sondern auch aus der von mir mehrfach gemachten Bemerkung, daß Lemna gibba bei geselligem Vorkommen wurzellos vegetieren, kräftig gedeihen und selbst blühen und reichlich Früchte reifen kann, indem es bei dieser Art vorkommt, daß die langen Wurzeln nicht etwa durch Absterben von den Spitzen her, sondern durch Zersetzung der unterhalb des Halses gelegenen oberen Partie aus mir nicht bekannten Gründen mit einemmal fast in ihrer ganzen Länge massenhaft verloren gehen, während vielleicht in einem ganz benachbarten Teil desselben Gewässers die Wurzeln eben so regelmäßig erhalten bleiben."

Der Versuch Gasparinis erscheint mir insofern nicht genügend beweisend, als das schwammige Gewebe der Unterseite nicht, wie das unter natürlichen Bedingungen der Fall ist, gegen Austrocknen geschützt ist. Ist die Wasseraufnahme der Wurzeln gering, so könnte sie vielleicht bei geschützter Unterseite genügen, während bei nicht geschützter die Wasserverdunstung größer wäre, als die Wasserzufuhr. Über die Wasser- und Nahrungsaufnahme der Wurzeln der Lemnaceen wurden daher sowohl diese Versuche in abgeänderter Form als auch Kulturversuche angestellt

Versuch 21. Um eine Verdunstung des Wassers durch die Unterseite der Blätter zu verhindern, wurde diese mit einer dünnen Schicht leichtschmelzenden Paraffins überzogen und dann diese so präparierten Pflanzen zwischen zwei dünnen, ebenfalls mit Paraffin überzogenen Drähten so aufgehängt, daß nur die Wurzeln ins Wasser tauchten. Es ist nun sehr zu beachten, daß auch ein kapillares Aufsteigen des Wassers an der Außenfläche der Wurzeln verhindert werden muß und zu diesem Zwecke wurde eine dünne Schicht Kakaobutter vorsichtig auf der Oberfläche des Wassers ausgebreitet, so daß auch die Wurzeln zu einem kleinen Teil von dieser Schicht leicht umschlossen waren. Auf diese Schicht wurden daneben solche Pflanzen gelegt, deren Wurzeln abgeschnitten waren. Es zeigte sich nach kurzer Zeit, daß alle Pflanzen gleichmäßig vertrocknet waren. Bei einem weiteren Versuch dieser Art wurde statt Kakaobutter flüssiges Paraffin verwendet.

Versuch 22. Vier Lemnapflanzen mit langen Wurzeln wurden ohne Präparation so auf die beiden Drähte gehängt, daß nur ein etwa 1 cm hoher Raum zwischen der Blattunterseite und der Oberfläche des Wassers vorhanden war und dann dieser Raum mit flüssigem Paraffin ausgefüllt. Nachdem die Drähte weggenommen waren, schwammen die Pflanzen auf dem Paraffin und nur der größte Teil der langen Wurzeln

tauchte ins Wasser. Zum Vergleich wurde ein Exemplar zum Untersinken gebracht, das nun mit der Unterseite auf dem Wasser schwamm, während auf der Oberseite die Paraffinschicht ruhte.

Nach Verlauf von 3 Stunden waren die drei oben schwimmenden Pflanzen durch Austrocknen geschrumpft, während das Vergleichsexemplar frisch geblieben war. Als dann eins von den geschrumpften Exemplaren zum Untersinken gebracht wurde, nahm es zusehends seine volle Gestalt wieder an. Sobald also die Unterseite mit Wasser in Berührung trat, wurde soviel Wasser aufgenommen, bis der Turgor wieder hergestellt war. Es hat sich also gezeigt, daß die Wasserzufuhr durch die Wurzeln nicht genügt, um der Wasserverdunstung durch die Oberseite der Blätter das Gleichgewicht zu halten, daß vielmehr eine direkte Aufnahme des Wassers durch die Unterseite der Blätter erfolgt und erfolgen muß, wenn die Pflanze nicht eintrocknen soll. Da Spirodela polyrrhiza, eine andere Lemnacee, zahlreiche Wurzeln ausbildet, so wäre denkbar, daß hier die Wurzeln nicht nur, wie bei der einzelnen Wurzel von Lemna minor, eine mechanische Rolle spielen, sondern auch der Nährstoffaufnahme dienen. Bei dem in gleicher Weise wie oben angestellten Versuch war aber das Resultat das gleiche wie bei Lemna minor.

Um durch Kulturversuche die Bedeutung der Wurzeln der Lemnaceen für die Nahrungsaufnahme festzustellen, war es erforderlich, Pflanzen mit Wurzeln neben solchen zu kultivieren, deren Wurzeln gleich bei ihrem Auftreten entfernt wurden. In Versuch 16 ist diese Methode bereits zur Anwendung gelangt und es hat sich gezeigt, daß die Pflanzen ohne Wurzeln ebenso gut gewachsen sind als die mit Wurzeln. Auch die geringen Ausschläge in dem folgenden Versuch glaube ich weniger auf das Fehlen der Wurzeln an und für sich als auf die Schädigung der Pflanzen zurückführen zu müssen, die durch das tägliche Herausnehmen aus dem Wasser und Abschneiden der Wurzeln hervorgerufen wurde.

Versuch 23. Je fünf zweiblätterige Exemplare von Lemna minor wurden im Garten in Tonschalen mit übergedeckten blanken Glasscheiben in Nährsalzlösung v. d. Crone kultiviert:

a) mit Wurzeln;

b) ohne Wurzeln eingesetzt und jede neuauftretende Wurzel gleich abgeschnitten.

Der Versuch wurde 3 Wochen fortgesetzt: nach dieser Zeit waren vorhanden:

a) 264 Blättchen.

b) 221 Blättchen.

Pistia stratiotes.

Pistia stratiotes hat normal ein kräftig entwickeltes Wurzelsystem, das aus langen Adventivwurzeln besteht, aus denen zahlreiche Seitenwurzeln entspringen. Im jungen Zustand bildet die Pflanze andere Blätter aus als im erwachsenen Zustand. Die Jugendblätter sind kleiner, rund und stiellos, und liegen mit ihrer Unterseite auf dem Wasserspiegel. Die später entstehenden Blätter hingegen sind bedeutend größer, spatelförmig und erheben sich auf einem Blattstiel mehr oder weniger stark über das Wasser empor. Die Jugendblätter sind auf der Unterseite benetzbar, während von den älteren Blättern nur der Blattstiel benetzbar ist. Auf die Wasserausscheidung an den Blättern von Pistia stratiotes weist M. von Minden[13]) hin. Er fand, daß „vornehmlich über der Verlängerung des Mittelnerven, über einem kleinen, meist rötlich oder bräunlich gefärbtem Felde, aber auch an anderen unbestimmten Stellen des Randes" Wassertropfen ausgeschieden werden. An diesen Stellen finden sich Hydrathoden von eigenartigem Bau. In eine Grube des Gewebes eingesenkt und durch Haare geschützt, finden sich eine oder zwei kleinere und eine auffallend große Wasserspalte. Unter der Wasserspalte ist ein großer Intercellularraum, in den die Wasserleitungsbahnen endigen.

Versuch 24. Um zu zeigen, daß bei dieser schwimmenden Wasserpflanze eine Wasseraufnahme durch die Wurzeln erfolgt und eine Aufnahme durch den in Wasser tauchenden Blattstiel nicht genügt, wurden zwei kräftige Exemplare so auf zwei Glaszylinder gesetzt, daß nur der untere Teil in Wasser tauchte:

a) mit Wurzeln,

b) die Wurzeln abgeschnitten und die Wundstellen mit Paraffin verkittet.

Nach wenigen Stunden war b) durch Austrocknen geschrumpft, während a) vollständig frisch war. Wie die Photographie zeigt, tauchte b) mit dem Stielteil der Blätter ins Wasser, trotzdem fand aber keine genügende Aufnahme von Wasser statt, um ein rasches Welken der Blätter zu verhindern. Direkt konnte man im Fall a) die Wasseraufnahme an dem Fallen des Wasserspiegels beobachten.

Daß durch den Blattstiel nicht genügend Wasser aufgenommen wird und wie sehr die Blätter auf eine Wasserzufuhr durch die Wurzeln angewiesen sind, zeigt auch folgender Versuch:

Versuch 25. Zwei abgetrennte, sonst unverletzte Blätter wurden so aufgestellt, daß von dem einen der Stielteil, von dem anderen um-

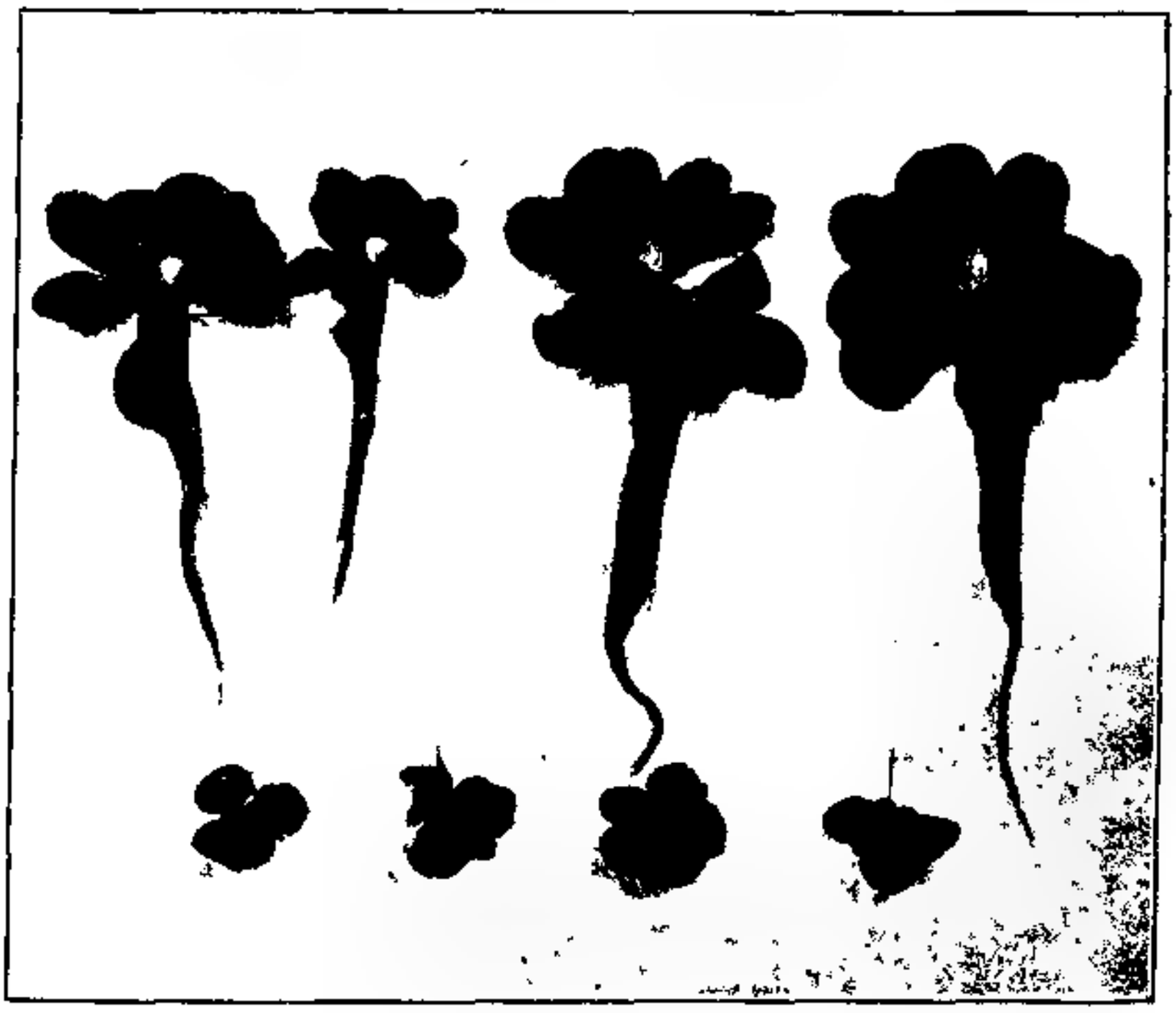
gekehrt der obere Blattrand ins Wasser tauchte. Nach kurzer Zeit waren bei beiden Blättern von den in Luft befindlichen Teilen die äußeren Ränder eingetrocknet. Die Verdunstung der Blätter ist eine sehr starke und die Wasserzufuhr durch die Wurzeln muß dementsprechend groß sein. Ein unverletztes Blatt mit der Unterseite auf Wasser gelegt, fault allmählich ab.

Pistia stratiotes. – Zu Versuch 24.

Versuch 26. Je vier junge, ziemlich gleich große Pflanzen, die erst wenige Jugendblätter ausgebildet hatten, wurden in einem Bassin des Viktoriahauses unter folgenden Bedingungen kultiviert:

a) normal mit Wurzeln.

b) die Wurzeln entfernt und die Schnittfläche mit Gips verkittet, der nach dem Erhärten mit einer dünnen Schicht Paraffin überzogen wurde. Neuauftretende Wurzeln wurden immer wieder entfernt und verkittet.



Pistia stratiotes. Zu Versuch 26.

Nach etwa 6 Wochen waren die bewurzelten Pflanzen normal ausgewachsen und hatten, wie die Photographie zeigt, spatelförmige Blätter ausgebildet. Die nicht bewurzelten Pflanzen sind klein geblieben und haben nur runde, ungestielte Blätter ausgebildet.

Der Versuch ergibt, daß durch ein Abschneiden der Wurzeln die Pflanze sich schlecht entwickelt und eine Ausbildung der spatelförmigen Blätter ganz unterbleibt. Diese Tatsache stimmt überein mit der Ansicht Goebels, daß bei schlechter Ernährung die heterophyllen Pflanzen nur die Jugendform der Blätter ausbilden. Daß diese erste Form sich entwickeln konnte, ohne daß Wurzeln vorhanden waren, beweist, daß sie infolge ihrer Benetzbarkeit auf der Unterseite und ihres Aufliegens auf dem Wasserspiegel imstande war, Wasser und Nährstoffe durch die Unterseite direkt aus dem Wasser aufzunehmen.

Bei der ihr in der Lebensweise nahestehenden Lemna minor werden ebenfalls nur Blätter ausgebildet, die dem Wasserspiegel aufliegen und ihre Nährstoffe durch die Unterseite aufnehmen, ohne auf die Tätigkeit der Wurzeln angewiesen zu sein. Diese Jugendform von Pistia stratiotes bietet daher eine Überleitung zu Lemna minor, und man kann Lemna minor als auf dem Zustand der Jugendform stehen geblieben betrachten. Dieser Vergleich bietet dann auch einen Beitrag zur Erklärung der Blattnatur von Lemna minor, wie sie von Goebel[7]) entgegen der Sproßtheorie aufrecht erhalten wird.

Zusammenfassung.

1. Die Wurzeln der submersen, im Boden wurzelnden Wasserpflanzen sind nicht nur Haftorgane, sondern dienen auch der Nährstoffaufnahme.
2. Unter normalen Verhältnissen ist in diesen Wasserpflanzen ein aufsteigender Wasserstrom vorhanden, der von den Wurzeln aus dem Boden genommene Nährstoffe nach den wachsenden Teilen befördert.
3. Die Epidermis der Blätter und Sprosse ist für Lösungen durchlässig, so daß unter Umständen die Nahrungsaufnahme auch durch die ganze Oberfläche erfolgen kann.
4. Von den schwimmenden Wasserpflanzen ist Pistia stratiotes auf die Nahrungsaufnahme durch die Wurzeln angewiesen. Nur die Jugendblätter nehmen durch ihre Unterseite Wasser und darin gelöste Nährstoffe auf.
5. Die Wurzeln der Lemnaceen haben nur eine mechanische Bedeutung. Sie verhindern das Umgeworfenwerden der Pflanze durch die Bewegung des Wassers. Die Nahrungsaufnahme geschieht hier durch die Unterseite der Blätter.

Literatur.

1) Benecke, Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata. Bot. Ztg. 1903, pag. 37.
2) Bokorny, Die Wege des Transpirationsstromes in der Pflanze. Pringsh. Jahrb, Bd. XXI, pag. 469.
3) Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, pag. 195.
4) Forel, Le Leman. Monographie limnologique 1902.
5) Frank, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 1896, pag. 12.
6) Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane (Schencks Handbuch der Botanik, III, 1).
7) Ders., Pflanzenbiologische Schilderungen 1891.
8) Graebner, Potamogetonaceen; Kirchner, Loew, Schröter, Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I, Lief. 5, pag. 412.
9) Hegelmaier, Monographie der Lemnaceen, pag. 103.
10) Hochreutiner, Études sur les Phanérogames aquatiques du Rhône et du Port de Genève. Revue générale de Botanique, T. VIII, pag. 158.
11) Klemm, Über Caulerpa prolifera. Flora 1893, pag. 484.
12) Kuy, Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Bodenwurzeln. Pringsh. Jahrb, Bd. XXXVIII, pag. 421.
13) G. de Lamarlière, Sur les membranes cutinisées des plantes aq. Rev. générale de Botan, T. XVIII, pag. 281.
14) Ludwig. Zur Biologie der phanerogamischen Süßwasserflora. — Zacharias, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers I, pag. 71.
15) v. Minden, Beitr zur anatom. und physiolog. Kenntnis wassersezernierender Organe. Bibliotheca botanica, Heft 46.
16) Moore and Kellermann, Copper as an Algicide and Desinfectant in water supplies. Bulletin No. 76 of the Bureau of Plant Industrie 1905.
17) Nägeli, Oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Denkschrift der schweiz. Naturf.-Gesellsch., Bd. XXXIII.
18) Pond, The biological relation of aquatic plants to the substratum. Contributions to the biology of the Great Lakes 1905.
19) Raman, Bodenkunde 1905, pag. 21.
20) Sachs, Vorles. über Pflanzenphysiologie 1882, pag. 297.
21) Sauvageau, Sur les feuilles de quelques Monocotylédons aquatiques. Annales des Sciences nat., T. XIII, pag. 103.
22) Schenck, Biologie der Wassergewächse 1886.
23) Ders., Vgl. Anatomie der submersen Gewächse 1886.
24) Straßburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, pag. 929.
25) Unger, Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Sitzungsber. der Kais. Acad. d. Wiss. Wien 44, 2. Abt.
26) Wacker, Über den Einfluß des umgebenden Mediums auf das Wachstum der Wurzeln. Pringsh. Jahrb., Bd. XXXII, pag. 71.
27) Weinrowsky, Untersuchungen über die Spaltöffnungen bei Wasserpflanzen. Fünfstücks Beitr. zur wissenschaftl. Botanik 1899, Bd. III.
28) Wieler, Das Bluten der Pflanzen. Cohns Beitr. zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI, pag. 46.

Beobachtungen an Saxifraga granulata.

Von **W. Brenner.**

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

Die hübsche Steinbrechart, die an Waldrändern und Wiesenrainen da und dort getroffen wird und die überall, wo sie einmal sich festgesetzt hat, vermöge ihrer zahlreichen am Grunde des Stengels sitzenden Brutknöllchen rasch zu ganzen Gesellschaften sich vermehrt, zeigt in ihrem ganzen Bau und speziell in ihrer Blütenentwicklung eigenartige, mathematisch regelmäßige Verhältnisse, die im folgenden dargelegt werden sollen.

Im Spätherbst entwickelt sich aus der Brutknospe eine kleine Blattrosette, aus deren Mitte im März des folgenden Jahres ein rasch aufschießender Blütentrieb mit nach oben bald kleiner werdenden Blättchen wächst. In den Achseln der letzteren entspringt gewöhnlich je ein Seitenast und an diesem wieder Triebe dritter und hie und da sogar vierter Ordnung. Am Ende jeder Verzweigung dieses rispenartigen Blütenstandes steht eine Blüte, im ganzen sind es deren 1 bis 35. Mit der Entwicklung ihres Blütenreichtums geht die Pflanze jedoch äußerst sparsam vor. Zuerst blüht nur die Gipfelblüte auf und bietet, ihre im Verlauf der nächsten Tage noch von 13 auf 17 mm heranwachsenden Blumenblätter zuerst röhrenförmig, dann kelchartig öffnend, den Pollen aus.

Je nach der Witterung dauert dieses Geschäft 3 bis 5 Tage. Wir sehen hierbei ein wunderbares Spiel der Staubblätter vor sich gehen, indem, wie dies schon Sprengel beobachtete und nach ihm verschiedene Autoren für eine Reihe von Saxifragen beschrieben, nicht alle miteinander reifen, sondern eines nach dem anderen im Verlauf einer halben bis weniger Stunden sich in die Mitte einstellt, seinen Pollen den besuchenden Insekten darbietet und darnach wieder an die Peripherie zurückkehrt. Nur bei ganz schönem Wetter treffen hierbei zwei oder drei aufeinanderfolgende Antheren in der Mitte zusammen. Dieses Spiel wird durch einen bestimmt geregelten Wachstumsvorgang hervorgebracht, der alle Staubfäden vom Beginn der Blütenentwicklung an bis zu ihrem Verwelken betrifft und der zeitweise, nämlich eben bei der Einstellung die äußere und bei der Rückkehr die innere Seite stärker fördert. Bei der eben geöffneten Blüte finden wir daher alle 10 Staubgefäße mit ihren Kolben auf verschiedener Höhe der Blüte angelangt, nach der Reihenfolge ihres bevorstehenden Aufspringens (vgl. Fig. 1).

Die Ansicht Treviranus[1], als ob die Bewegung der Staubblätter der Selbstbefruchtung diene, ist schon lange als irrig erkannt worden.

1) Bot. Ztg., 1863, pag. 6.

Die Blüte ist vielmehr ausgesprochen protandrisch. Erst nachdem das letzte Staubgefäß seine Arbeit getan hat, beginnt nämlich, wie dies schon Sprengel beschreibt, die Weiterentwicklung der weiblichen Organe. Die Griffel, die bisher zangenartig gegeneinander gestanden, wachsen rasch heran, während ihre Narben sich ganz allmählich voneinander entfernen und auch die Blütenkrone, offenbar um das Eindringen in ihren Grund und damit das Abstreifen des Pollens auf den Narben zu erleichtern, sich immer weiter öffnet.

4 bis 8 Tage lang dauert die Empfängnisfähigkeit der Blüte, dann rollen sich die Blumenblätter am Rande ein, fallen nach wenigen Tagen ab und die zweihörnige Kapselfrucht beginnt zu schwellen.

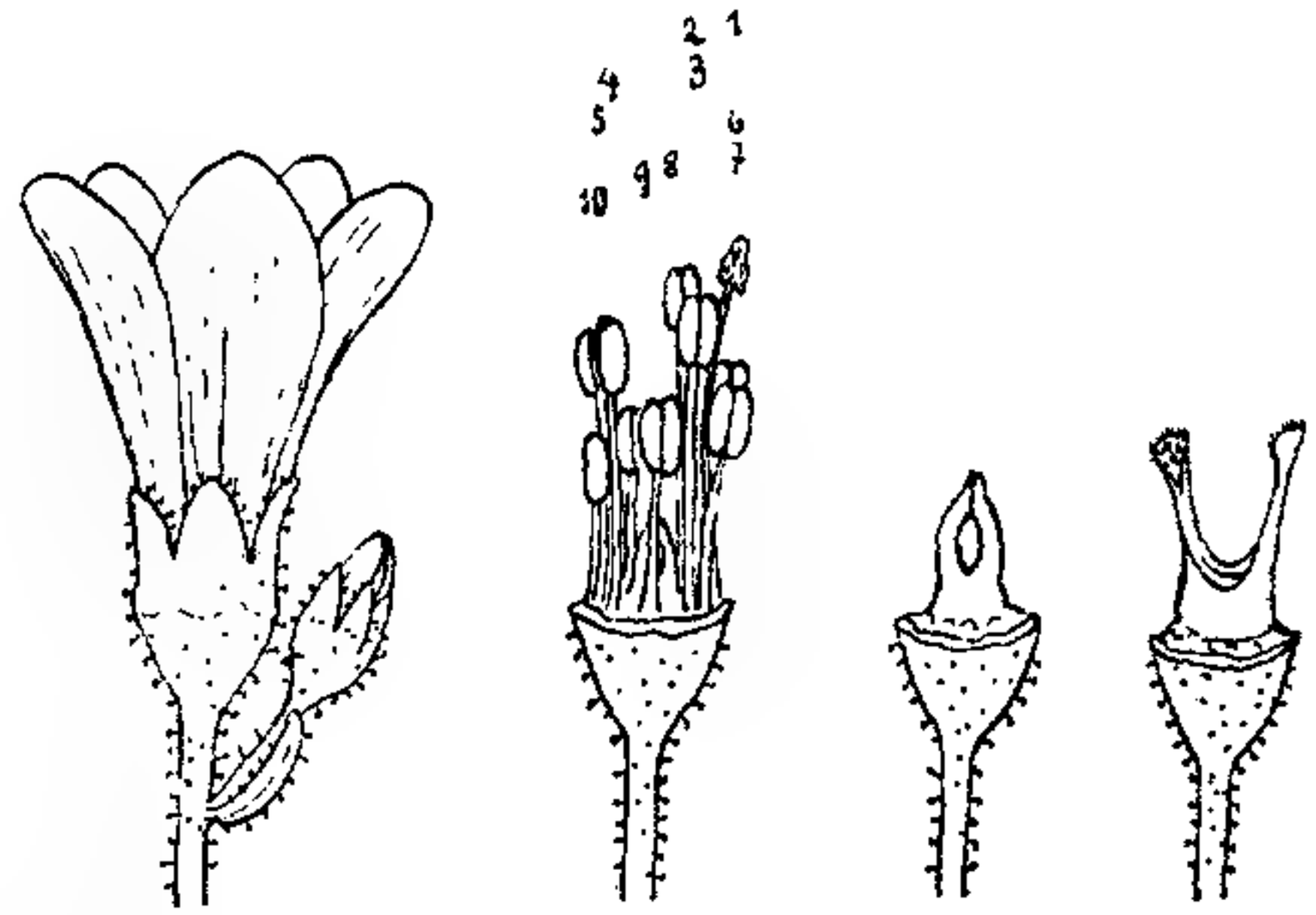


Fig. 1. *1* Blüte zweiter Ordnung eines rechts gewundenen Exemplars, vom Zentrum aus gesehen; *2* Gipfelblüte eines rechts gewundenen Exemplars nach Entfernung der Blumenblätter und Kelchzipfel; *3* und *4* verschiedene Stadien der Griffelentwicklung.

Während der zweiten Entwicklungsperiode der Gipfelblüte schicken sich die Endblüten der Triebe zweiter Ordnung zum Aufblühen an. Solange jene noch blühte sind sie bescheiden in tieferen Regionen geblieben, nun aber strecken sich die Stiele rasch und heben wenigstens die 3 bis 4 oberen über die verblühte Gipfelblüte hinaus, so daß sie, freistehend, von Insekten beachtet und besucht werden können. Der ursprünglich rein botrytische Blütenstand kann dadurch, wenn nur wenige Seitenäste zweiter Ordnung vorhanden sind, einen cymösen Charakter annehmen. Die Entwicklung der Seitenblüten vollzieht sich ebenfalls in einem Zeitraum von 8 bis 14 Tagen. Dann folgen in ähnlicher Weise die Blüten dritter und hierauf diejenigen vierter Ordnung, so daß also die ganze Blütezeit der Pflanze sich auf einen Zeitraum von 4 bis 8 Wochen verteilen kann.

An dieser eben beschriebenen Entwicklung der Blüten von Saxifraga ist das eigenartige Verhalten der Staubfäden schon mehrfach Gegenstand mehr oder weniger eingehender Untersuchungen gewesen. Schon Sprengel und Hildebrandt beschrieben sie und Engler widmet ihr einen längeren Artikel[1]). In diesem fiel mir als jedenfalls für mein Untersuchungsobjekt unrichtig die Bemerkung auf, daß sich zwei, meist zwei aufeinanderfolgende Staubgefäße jeweilen zusammenneigen. Bei günstiger Witterung kommt es allerdings häufig vor, daß zwei, sogar drei in der Mitte der Blüte zusammentreffen, stets sind dieselben jedoch auf verschiedener Stufe der Entwicklung, haben sich nacheinander dem Zentrum zu bewegt und verlassen ihre Stellung auch wieder nacheinander. Ferner überragen nicht nur die fünf äußeren Staubgefäße die inneren, wie Engler sagt, sondern es zeigt sich von Staubgefäß zu Staubgefäß ein fast gleicher Unterschied der Größe und zwar in ganz gleicher Weise wie bei S. granulata auch bei S. rotundifolia, cuneifolia und mehreren andern Arten, die ich bisher zu beobachten Gelegenheit hatte.

Kerners Bemerkung, daß die Staubgefäße „in einer ganz bestimmten Reihenfolge", die aber nicht näher bezeichnet wird, sich bewegen, veranlaßte mich, dies genauer zu untersuchen. Zuerst konnte ich lange keine genaue Gesetzmäßigkeit ausfindig machen bis ich schließlich darauf aufmerksam wurde, daß die Pflanze hierin und, wie sich bald zeigte, auch in ihrem ganzen äußeren Aufbau **zwei Typen** zeigt, einen um es kurz zu sagen **linken** und einen **rechten.**

Die beiden Formen unterscheiden sich zunächst darin, daß sich bei jenem, vom Gipfel des Sprosses aus betrachtet, die Blätter in einer gegen den Uhrzeiger (nach links) gewundenen Spirale von unten nach oben folgen, bei diesem dagegen in einer mit dem Uhrzeiger (nach rechts) gewundenen. Die Divergenz der Seitenorgane beträgt in der Regel ca. 144°, also $^2/_5$ der vollen Drehung, bisweilen auch 135°, also $^3/_8$ oder ein dazwischen liegender Bruchteil. Beim linksgewundenen Typus stehen ferner die Triebe und Blüten dritter Ordnung vom Gipfel des Hauptsprosses aus gesehen links, beim rechtsgewundenen rechts von den Trieben und Blüten zweiter Ordnung (Fig. 2).

Dieses letztere Merkmal ist das auffälligste und diente mir daher auch nach vielfacher Kontrolle als einfaches Mittel zur Bestimmung des Zahlenverhältnisses der beiden Formen. Es ergab sich hierbei, daß beide Typen in fast genau gleicher Zahl vertreten sind. Es waren z. B. von 139 untersuchten Exemplaren 68 links und 71 rechts gewunden.

1) A. Engler, Beobachtung über die Bewegung der Staubblätter bei den Arten des Genus Saxifraga. Bot. Ztg. 26, 1868, pag. 833 ff.

Nach dieser Beobachtung entwirrte sich nun die scheinbare Unregelmäßigkeit im Aufspringen der Antheren zu einer klaren Gesetzmäßigkeit.

Betrachten wir zunächst nur die Gipfelblüten des Haupttriebes, so finden wir, daß auch hier zwei Typen zu unterscheiden sind, ein linker und ein rechter, welche beide aus Fig. 2 am deutlichsten ersehen werden können. Für den rechten Typus mag auch Fig. 1_2 verglichen werden. Wie die Blätter und Seitentriebe folgen sich also auch die Staubgefäße in gleichem Sinne nach links resp. rechts, ein neuer Beweis, wenn es solcher noch bedurfte, für die Blattnatur

Linke aufblühende Gipfelblüte mit markierter Seitenblüte. Rechte

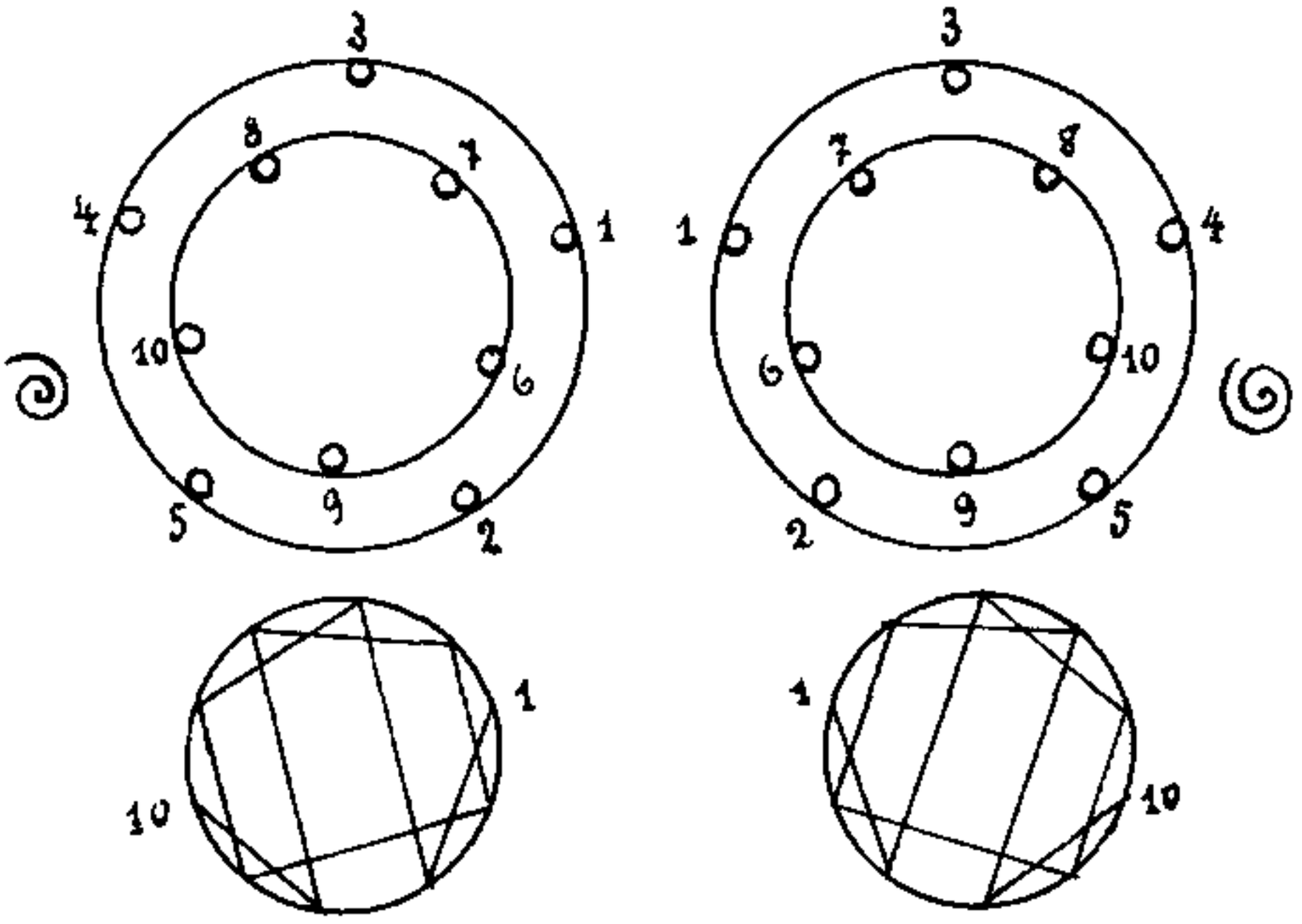


Fig. 2. Schema der Entwicklung der Staubgefäße.

dieser Organe. Der Grund, warum die Staubgefäße 2 und 9 außerhalb der Reihenfolge liegen, scheint der, daß, da zuerst der äußere Staubblattkreis aufblühen muß, sonst einmal in der Entwicklung zwei unmittelbar nebeneinander stehende Antheren zur Reife gebracht werden müßten (die jetzige 2 als 5 und dann 6), was wohl aus inneren Ursachen nicht angängig ist. Ferner würde dann das letzte Staubgefäß nicht dem ersten direkt gegenüberliegen, wie dies jetzt der Fall ist. Es werden darum in folgender Weise je 1, 2 oder 3 Staubgefäße übersprungen:

1 3 1 1 2 1 1 3 1

wodurch die symmetrische Figur der Zeichnung entsteht. H. Müller[1]) gibt für zwei Arten in seinen Zeichnungen die Reihenfolge des Auf-

1) H. Müller, Alpenblumen.

springens der Antheren von 1 bis 5 an, nämlich für S. caesia und stellaris. Es stimmt dieselbe mit der hier ganz beschriebenen überein und zwar muß

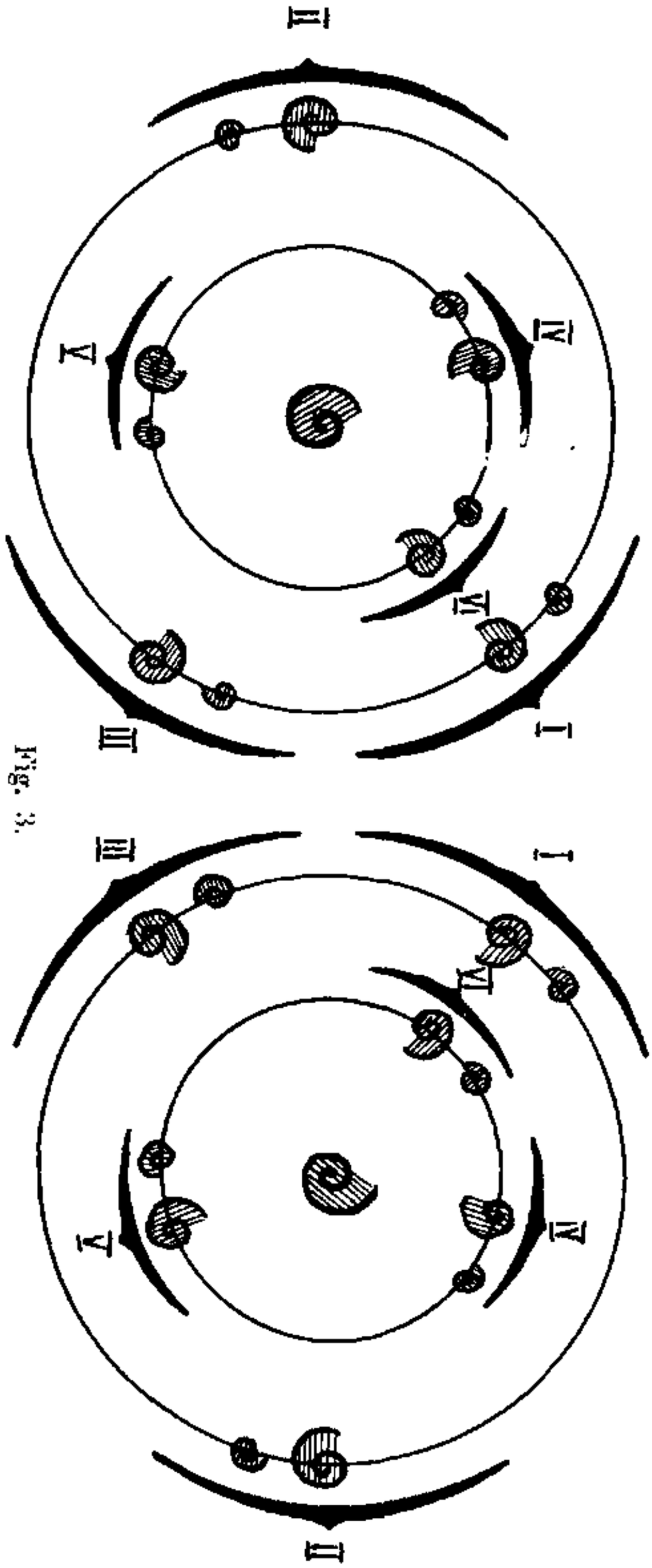


Fig. 3. Links mit Gipfelblüte und Blüten zweiter und dritter Ordnung gewundenes Exemplar, Rechts $^2/_5$ Stellung. (Spiralen von außen nach innen zu lesen.)

die Zeichnung der ersteren Art für die Gipfelblüte eines rechtsgewundenen, die der zweiten für die eines linksgewundenen Exemplars gelten. Bezeichnend ist, daß bei S. caesia zweimal die Ziffer 5 steht und dazu bemerkt wird: „3 oder vielmehr 5", woraus jedoch nicht ganz klar zu werden ist, was aber zeigt, daß Müller auch die Unregelmäßigkeit bei 2 und 3 auffiel.

Gehen wir zur Betrachtung der Seitenblüten über, so gilt hier zunächst folgendes einfache Gesetz:

Das erste Staubgefäß liegt stets der Seitenblüte nächst höherer Ordnung, oder wenn keine solche mehr vorhanden, nächst niederer Ordnung gegenüber.

Im weiteren ergibt sich jedoch die zunächst auffallende Tatsache, daß nur die Blüten ungerader (dritter und ev. fünfter) Ordnung in gleicher Weise wie die Gipfelblüte ihre Staubblätter entwickeln, daß dagegen die Blüten gerader (zweiter und vierter) Ordnung die umgekehrte Reihenfolge innehalten. Es erklärt sich dies daraus, daß die

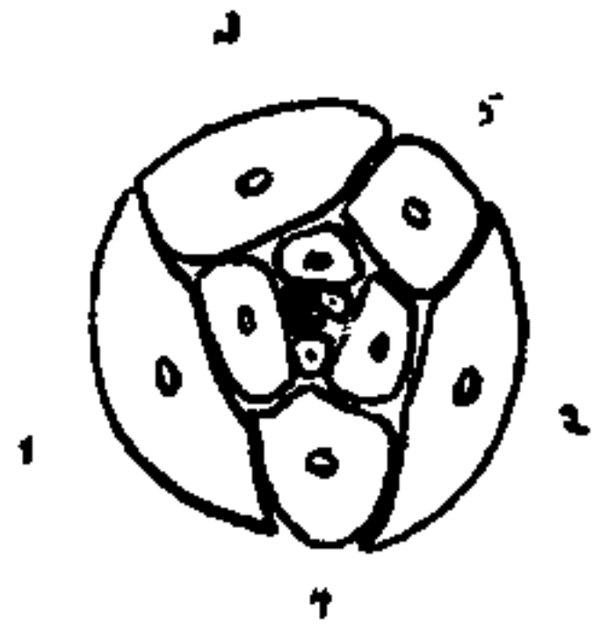
Stöcke offenbar aus beiderlei Elementen in der Art zusammengesetzt sind, daß **die Triebe ungerader Ordnung gleich, die Triebe gerader Ordnung dagegen ungleich gerichtet sind wie der Haupttrieb.** Bei den Trieben zweiter Ordnung läßt sich dies auch an den Blattorganen konstatieren, indem außer den Stützblättchen am Grunde derselben gewöhnlich noch ein kleines Schuppenblatt in der Mitte steht, auf welches das Deckblatt des seitlichen Blütenstiels als drittes, also um ca. 290° gegen das erste gedreht, folgt. Daher kommt es auch, daß die Blüten dritter Ordnung bei den Exemplaren mit linksgewundenem Haupttrieb von der Mitte aus gesehen links, bei den mit rechtsgewundenen dagegen rechts von den Blüten zweiter Ordnung stehen, wie Fig. 2 zeigt. Bei den Trieben höherer Ordnung läßt sich nur aus der Art des Aufblühens der Staubblätter schließen, daß sie wieder in umgekehrtem Sinne gedreht sein müssen. Die hier dargelegten Verhältnisse sind in Fig. 3 veranschaulicht.

Eine besondere biologische Bedeutung dürfte dieser Doppelnatur der Saxifraga granulata resp. ihrer verschiedenen Triebe wohl kaum zukommen. Von einer etwa dadurch notwendig werdenden Kreuzbefruchtung der beiden Typen kann keine Rede sein, da das anfliegende Insekt wohl kaum in solch mathematischer Regelmäßigkeit zu Werke gehen dürfte, daß etwa nur Pollen von einer links gewundenen auf eine rechts gewundene Blüte gebracht würde. Überdies schließt die Protandrie der Blüten, verbunden mit der regelmäßigen Ablösung der ersten Blüten durch die zweiten usf., Befruchtung eines Stockes mit eigenem Pollen schon vollständig aus. Auch ein Dimorphismus der Narbenpapillen und Pollenkörner ist nicht zu beobachten. Die Erscheinung ist wohl einfach auf eine ursprüngliche, in der embryonalen Entwicklung schon gegebene Zweiteilung zurückzuführen resp., wenn wir die meist asexuelle Vermehrung der Art berücksichtigen, darauf, daß die Bulbillen gerader Ordnung, entsprechend den Trieben gerader Ordnung, entgegengesetzt gedrehte Exemplare liefern, wie dies Fig. 4 zeigt. Es ist bei der Feststellung dieser Tatsache allerdings oft schwierig, die Ordnungszahl der Knöllchen genau zu bestimmen, da die Nichtbeachtung verkümmerter Seitentriebe eine falsche Feststellung liefert.

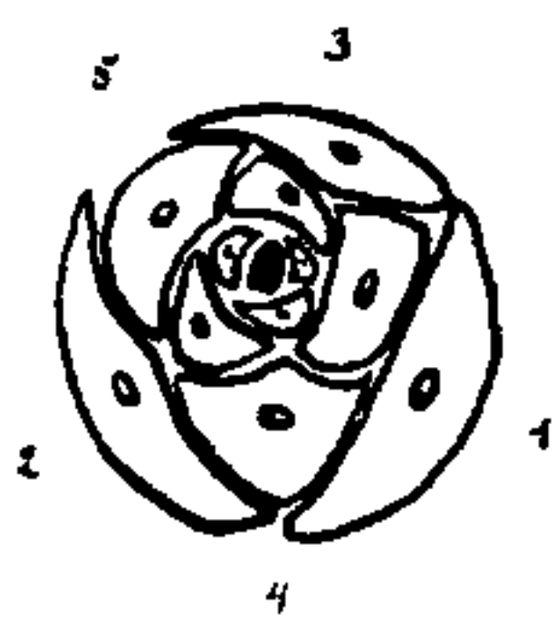
Als Hauptbesucher der Pflanze ist neben den Bienen eine Bombylius-Art zu nennen, die bei trübem Wetter stets da und dort in ihrer charakteristischen Weise regunglos an den durch Drüsenhaare klebrigen Stengeln sitzt oder träge hin und her schreitet, ihren ca. 10 mm langen Rüssel meist gerade vorstreckend. Bei Sonnenschein schwebt die Fliege minutenlang über den leuchtenden Blüten, um den klebrigen Honig auf

ihrem Grunde zu saugen oder auch sich den süßen Saft direkt aus dem glasartig glänzenden Polster des Blütenbodens zu erbohren. Bei Bombylius bilden die Unterlippe und die von ihr umschlossene Oberlippe zwei zu einer Röhre vereinigte Rinnen, zwischen denen sich die Unterkiefer als zwei sehr dünne Borsten, die zu einem Stück verwachsenen Oberkiefer aber als kräftige, verbreiterte, am Ende spitze Borste hin und her schieben. Die Oberlippe selbst ist in eine äußerst feine starre Spitze, einem Dolche gleich, ausgezogen [1]). Als zufällige Besucher, die es hauptsächlich auf den Pollen abgesehen haben, fand ich besonders eine Haltica-Art, die auch Engler erwähnt.

Fig. 4.



Bulbille von rechtsgewundenem Exemplar (links gewunden).



Bulbille von linksgewundenem Exemplar (rechts gewunden).

Der hier beschriebene, links und rechts gewundene Bau scheint ein den Saxifragen mehr oder weniger allgemein zukommender zu sein. Im botanischen Garten in Basel standen mir folgende Arten zum Vergleich zur Verfügung:

S. Aizoon, ceratophylla, Cotyledon, decipiens, S. Geum, muscoides, pentadactylis und rotundifolia. Die Divergenz der Seitenorgane ist jedoch bei manchen Arten eine unregelmäßige und darum die Feststellung des Typus nicht so leicht wie bei S. granulata. Besonders erschwert wird sie da, wo, wie bei S. geum u. a. der Blütenstand, sei es von Natur oder durch seitliche Beleuchtung einseitswendig ist. Der Wechsel links und rechts gewundener Seitenäste verschiedener Ordnung scheint nicht bei allen Arten gleich konstant wie bei S. granulata und infolgedessen auch der Wechsel des Aufblühens der Staubblätter. Jedenfalls erfordert die Konstatierung dieser Verhältnisse eine beständige Beobachtung der Pflanzen vom Beginn ihres Aufblühens an, was späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben mag.

1) Knuth, Blütenbiologie, Bd. I, pag. 215.

Bei der Redaktion eingegangen:

K. Giesenhagen, Befruchtung und Vererbung im Pflanzenreiche. Mit 31 Abbildungen. Quelle & Meyer in Leipzig. Preis geb. 1 M. 25 Pfg.

Ders., Lehrbuch der Botanik. IV. Auflage. Verlag von Fr. Grub in Stuttgart.

K. Grauer, Agrikulturchemie. I. Pflanzenernährung. Sammlung Göschen. Preis 80 Pfg.

A. v. Hayek, Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs. IV. Die Santaler Alpen. Mit 14 Abbildungen und einer Karte in Farbendruck. (Abhandl. d. K. K. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, Bd. IV. Heft 2. Verlag von G. Fischer in Jena. Preis 9 M.

E. Janchen, Helianthemum canum (L.) Baumg. und seine nächsten Verwandten. (Aus dem botan. Institut der Universität Wien.) Verlag von Gustav Fischer in Jena.

G. van Iterton, Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den Schalenbau der Miliolinen. Mit 16 Tafeln und 110 Figuren im Text. Verlag von G. Fischer in Jena. Preis 20 M.

F. G. Kohl, Botanische Wandtafeln. Tafel 15: Welwittschia mirabilis: Tafel 16: Platycerium grande: Tafel 17: Arum maculatum: Tafel 18: Asclepias Cornuti.

A. Krieg, Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Windholzbildung geringelter Zweige und deren histologischen Veränderungen. Mit 25 Tafeln. A. Stuber's Verlag (C. Kabitzsch) in Würzburg. Preis 12 M.

W. Migula, Morphologie, Anatomie und Physiologie der Pflanzen 2. Auflage. Sammlung Göschen. Preis 80 Pfg.

J. W. Moll, Handboek der botanischen Micrographie. Ten gebruike bij de practische Ofeningen voor aanstaande medici, pharmaceuten en biologen. Met 4 Figuren in den tekst. Groningen. J. B. Wolters. Preis 4,50 fl.

O. Porsch, Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Mit 14 Abbildungen im Text. Verlag von G. Fischer in Jena. Preis 1,50 M.

M. Rikli, Botanische Reisestudien von der spanischen Mittelmeerküste mit besonderer Berücksichtigung der Litoralsteppe. Verlag von Erich & Behr in Zürich.

K. Smalian, Grundzüge der Pflanzenkunde für höhere Lehranstalten. Ausgabe A für Realanstalten. G. Freytag in Leipzig. Preis geb. 4 M.

Ders., Anatomische Physiologie der Pflanzen und des Menschen. Mit 107 Abbildungen im Text. G. Freytag, Leipzig; F. Tempsky, Wien. Preis geb. 1,40 M.

A. Wagner, Streifzüge durch das Forschungsgebiet der modernen Pflanzenkunde. Verlag von Ernst Reinhardt, München 1907.

R. v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, II. Band, 2. Teil, 1. Hälfte. Mit 995 Figuren in 165 Abbildungen im Text. Leipzig und Wien, Franz Deuticke, 1907. Preis 9 M.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek,** o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in Czernowitz). Erster Band. 1905. Preis: 14 Mark, geb. 15 Mark. Zweiter Band. Preis: 25 Mark, geb. 26 Mark 50 Pf.

Pharmaceutische Zeitung Nr. 102, 1904:

. . . Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen *Beruf oder* Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren Fachgenossen natürlich auch

Die Keimpflanzen der Gesneriaceen mit besonderer Berücksichtigung von Streptocarpus, nebst vergleichenden Studien über die Morphologie dieser Familie. Von Dr. **Karl Fritsch,** o. ö. Professor der Botanik an der K. K. Universität in Graz. Mit 38 Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pfg

Österr. Bot. Zeitschrift:

Außerordentlich gründliche Studie über die bekanntlich sehr bemerkenswerten morphologischen Verhältnisse der vegetativen Region der Gesneraceen, die umso wertvoller ist, als Verf. sich von den behandelten Pflanzen lebendes Material zu beschaffen wußte.

Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen nebst Betrachtungen über den **Schalenbau der Miliolinen.** Von Prof. Dr. **G. van Iterson jun.** in Delft. Preis: 20 Mark.

Die Purpurbakterien nach neuen Untersuchungen. Eine mikrobiologische Studie. Von Prof. Dr. **Hans Molisch,** Direktor des Pflanzenphysiologischen Instituts der k. k. deutschen Universität in Prag. Mit 4 Tafeln. Preis: 5 Mark.

Soeben erschien:

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden am 16. Sept. 1907. Von Dr. **Otto Porsch,** Privatdozent für systematische Botanik an der K. K. Universität in Wien. Mit 14 Textabbildungen. Preis: 1 Mk. 50 Pfg.

Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß. Von **Ernst Stahl.** Sonderabdruck aus der Festschrift zu Haeckels 70. Geburtstage. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich.

Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. Von **Eduard Strasburger,** o. ö. Prof. an der Universität Bonn. Preis: 2 Mark.

Frankfurter Zeitung vom 28. Januar 1906:

Es ist lebhaft zu begrüßen, daß ein Botaniker, der selbst an der Aufhellung der behandelten Fragen in bedeutender Weise beteiligt ist, diese in einem zusammenfassenden Überblick darzustellen sich entschlossen hat . . . Die Vorzüge der klaren, höchst ansprechenden Darstellungsart des Verfassers machen sein Buch besonders geeignet, auch solchen, denen dies Gebiet der Biologie ferner liegt, eine zuverlässige und das Wesentliche begreifende Orientierung zu ermöglichen. Dafür werden gewiß viele dem verdienten Forscher aufrichtigen Dank wissen.

Soeben erschien:

Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. Von Dr. **W. Zopf,** o. ö. Professor der Botanik und Direktor des botanischen Instituts der Universität Münster. Mit 71 Textabbildungen. Preis: 14 Mark.

Für Flora-Abonnenten!

Von der **Flora**, herausgegeben von Prof. Dr. K. Goebel in München, liefern wir die in unserem Verlage erschienenen **Bände 72–95** (1889—1905) **mit Ausnahme der vergriffenen Ergänzungsbände zum Jahrgange 1894 und 1895** statt M. 400.-

zum Ausnahmepreise von M. 300.— netto

soweit unsere nur noch geringen Vorräte dies gestatten. Bemerkt sei dazu, daß mit Band 72 die Redaktion des Herrn Prof. Goebel begonnen hat, damit also eine neue Serie beginnt.

Kleinere Serien von Bänden sind wir bereit, ebenfalls zu ermäßigten Preisen auf Grund besonderer Vereinbarungen und nach Maßgabe unserer Vorräte abzugeben.

Marburg in Hessen.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung.

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Progressus rei botanicae.

Fortschritte der Botanik. - Progrès de la Botanique. — Progress of Botany.
Herausgegeben von der Association Internationale des Botanistes.
Redigiert von Dr. **J. P. Lotsy** in Leiden.

Die „Progressus" erscheinen in zwanglosen Heften, die in Zwischenräumen von 4 Monaten zur Ausgabe kommen sollen. Die Hefte werden zu Bänden von etwa 40 Druckbogen vereinigt, so daß jährlich ein Band erscheinen wird.

Die Mitglieder der Association erhalten die „Progressus" zu dem Vorzugspreis von 13 M. Bestellungen zu diesem Vorzugspreise sind seitens der Herren Mitglieder direkt an die Verlagsbuchhandlung oder an den Generalsekretär der Association, Herrn Dr. J. P. Lotsy in Leiden, zu richten. Bestellungen, welche durch den Buchhandel aufgegeben werden (auch solche seitens der Mitglieder der Association) können nur zu dem Preise für Nichtmitglieder, welcher 18 M. für den Band beträgt, Erledigung finden.

Soeben wurde vollständig: Band I.

Inhalt des ersten Bandes:

Erstes Heft. R. v. Wettstein und J. P. Lotsy, Vorwort. Eduard Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. D. H. Scott, The Present Position of Palaeozoic Botany. E. A. Newell Arber, Bibliography of Literature on Palaeozoic Fossil Plants. Ch. Flahault, Les progrès de la Geographie botanique depuis 1884.

Zweites Heft. L. Laurent, Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade. W. Bateson, The progress of Genetics since the rediscovery of Mendel's papers. Friedrich Czapek, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896.

Drittes Heft. R. P. van Calcar, Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifizitätslehre seit 1870 mit besonderer Berücksichtigung der Tuberkelbazillen und der säurefesten Stäbchen.

☞ Diesem Hefte liegt ein Prospekt der Verlagsbuchhandlung **B. G. Teubner. Leipzig**, bei, welcher geneigter Beachtung empfohlen wird.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

98. BAND. DRITTES HEFT.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 1 TAFEL UND 33 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

1908.

ERSCHIENEN AM 2. MÄRZ 1908.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
SCHELLENBERG, H. C., Untersuchungen über das Verhalten einiger Pilze gegen Hemizellulosen	257—308
GOEBEL, K., Archegoniatenstudien. XII. Über die Brutknospenbildung und über die systematische Stellung von Riella. Mit 11 Abbildungen im Text	308—323
GOEBEL, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 18. Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen. Mit 10 Abbildungen im Text	324—335
MEYER, ARTHUR, Der Zellkern der Bakterien. Mit 3 Abbildungen im Text	335—340
SPERLICH, ADOLF, Zur Entwicklungsgeschichte der Stolonen von Nephrolepis. Mit Tafel VIII und 6 Abbildungen im Text	341—362
HEINRICHER, E., Über Androdiöcie und Andromonöcie bei Lilium croceum Chaix und die systematischen Merkmale dieser Art. Mit 3 Abbildungen im Text	363—378
HEINRICHER, E., Eine erbliche Farbenvarietät des Ligustrum vulgare L.	379
Dr. FISCHER, HUGO, Belichtung und Blütenfarbe	380—385
Dr. FISCHER, HUGO, Die Pelorien von Linaria vulgaris	386—388

Altes Herbarium, ca. 2000 Pflanzen, Dubletten von Schenk, Reichenbach, Kletzsch, Schoen, Flachs, für 50 Mark zu verkaufen.

Dr. HAHN, Leipzig, Scharnhorststraße 38 III.

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek,** o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in Czernowitz). Zwei Bände. Preis: 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

Pharmaceutische Zeitung Nr. 102, 1904:

. . . Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen Beruf oder Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren Fachgenossen natürlich auch.

Vorlesungen über Bakterien. Von Dr. **Alfred, Fischer,** o. Prof. der Botanik in Basel. Zweite vermehrte Auflage. Mit 69 Abbildungen. Preis: 8 Mark, geb 9 Mark.

Centralblatt für Bakteriol., Parasitenk. und Infektionskrankh., Bd. XXII. Nr. 24/25 sagt über die erste Auflage:

. . Das Buch ist von einem Botaniker geschrieben, und da wird man erwarten, daß das große Kapitel der Bakteriologie von ganz anderen Seiten in Bearbeitung genommen worden ist, als das gewöhnlich in den medizinischen Hörsälen zu sein pflegt. Dieser Umstand hat uns in erster Linie bewogen, das Buch zu lesen, und wer es angefangen hat, wird es wohl erst dann beiseite legen, wenn — allzu rasch — das Ende naht. Fischer versteht es, so angenehm und elegant vorzutragen, daß man bedauert, daß nicht noch mehr geboten ist. Dem Autor, dem durch eigene Forschung auf diesem Gebiete eine größere Erfahrung zu Gebote steht, ist es nicht zu verargen, wenn er an manchen Stellen etwas übers Ziel hinausschießt und seiner Subjektivität die Zügel etwas schießen läßt. Dadurch hat das Ganze aber nur gewonnen und der Leser erhält Anregung zum Nachdenken. . . .

Untersuchungen
über das Verhalten einiger Pilze gegen Hemizellulosen.

Von **H. C. Schellenberg**, Zürich.

Bereits ältere Untersuchungen über parasitische Pilze haben das Resultat ergeben, daß einzelne unter ihnen vermögen die pflanzliche Zellmembran zu durchbohren und einzelne Schichten der Zellmembranen herauszulösen. Ich brauche nur an die Untersuchungen Kühns[1]) über die Brandpilze zu erinnern, oder an die Studien der Gebrüder Tulasne[2]) über die Rostpilze und de Barys[3]) über die Peronosporeen. In allen diesen Fällen wurde der Nachweis geleistet, daß der Pilz die Oberhaut zu durchbohren vermag, um in den Pflanzenkörper einzudringen.

Von vielen Pilzen ist bekannt, daß sie besonders die Membranen der Pflanzenkörper zerstören. Durch die klassischen Untersuchungen von R. Hartig[4]) wurde über die Zersetzungserscheinungen der Hölzer durch Pilze Aufschluß gegeben. In einer Reihe von Arbeiten über die pathologisch-anatomischen Veränderungen der erkrankten Pflanzenteile finden sich zahlreiche zerstreute Angaben über die Auflösung von Membranen durch Pilze. Dagegen findet man sehr wenige Angaben, die über die Qualität der von den Pilzen aufgelösten Membranen etwas näheres enthalten.

Die neuere Forschung über die Zusammensetzung der Zellmembranen hat aber ergeben, daß im Pflanzenkörper verschiedene Zelluloseformen sich vorfinden. Man kann diese Celluloseformen mit E. Schulze[5]) nach zwei verschiedenen Richtungen gruppieren:

1. Nach den Abbauprodukten. Es hat sich gezeigt, daß einzelne Membranen verschiedene Zuckerarten bei deren Abbau liefern. So sind neben Dextrose und Laevulose noch Mannose, Galaktose, Arabinose, Xylose als Abbauprodukte von Membranen aufgefunden worden.

---

1) J. Kühn, Die Krankheiten der Kulturgewächse und ihre Verhütung, 1858.

2) Tulasne, Mémoire sur les Uredinées, I et II. Ann. d. sc. nat., 4 S., Tome II.

3) De Bary, Recherches sur les champignons parasites. Ann. d. sc. natur., 4 S., Tome XX, 1863.

4) R. Hartig, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche. Berlin 1878.

5) E. Schulze, Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen, I, II u. III. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XIV, XVI, XIX.

2. Nach der Löslichkeit in Säuren. Die einen Formen werden erst durch kochende konzentrierte Säuren angegriffen, während andere bereits durch ganz verdünnte Säuren gelöst werden. Demgemäß unterscheidet E. Schulze echte Zellulosen von den Hemizellulosen.

Von vornherein ist es unwahrscheinlich, daß gegen diese verschiedenen Zelluloseformen die Pilze sich gleich verhalten. Vielmehr muß man nach Analogie des Verhaltens der Pilze gegenüber anderen Stoffen annehmen, daß auch hier von den einzelnen Pilzen eine strenge Auswahl getroffen wird und nur bestimmte Zellulosearten von ihnen angegriffen werden.

Freilich steht diese Auffassung, wonach die Pilze sich gegen die verschiedenen Zelluloseformen auch verschieden verhalten sollen, im Widerspruch mit der heute herrschenden Anschauung über die Auflösung der Zellmembranen durch Fermente. Ganz allgemein werden die zellwandlösenden Fermente als Zytasen bezeichnet. Ganz allgemein wird aber angenommen, daß die Zytasen alle Zelluloseformen zu lösen vermögen. Ich brauche hier nur an die Arbeiten von Brown und Morris[1]), Grüß[2]), Reinitzer[3]), M. Ward[4]) und anderen zu erinnern. Nur Bourquelot und Hérissey[5]) nehmen ein besonderes Ferment, die Seminase an, das die leicht löslichen Zellwände der Leguminosensamen zu lösen vermag und verschieden von der Zytase sein soll.

Wenn nun ein Pilz Zytase ausscheidet und dieses Ferment alle Zellulosen gleicht löst, so müßten auch alle Zellwände und Zellwandschichten gleichmäßig aufgelöst werden. Das findet aber nicht statt, wie das Studium der Wachstumsweise der parasitischen Pilze zur Genüge zeigt.

Ich stellte mir deshalb die Aufgabe, diese Auflösung der Zellmembranen durch die Pilze einem erneuten Studium zu unterziehen, und zwar in der Absicht, Anhaltspunkte für das verschieden Verhalten der parasitischen Formen in den Wirtpflanzen zu gewinnen. Die strengen Parasiten, wie die Peronosporeen, Uredineen, Erysipheen

1) Brown and Morris, Researches on the Germination of some of the Gramineae. Journ. of the Chemical Society 1890, Vol. LVII.

2) J. Grüß, Über die Einwirkung der Diastasefermente auf Reservezellulose. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1894, Bd. XII.

3) F. Reinitzer, Über das zellwandlösende Enzym der Gerste. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1887, Bd. XXIII, Heft 2.

4) M. Ward, On a lily disease. Ann. of Botany 1888, Vol. II.

5) Bourquelot et Hérrissey, Sur les ferments solubles produits pendant la germination par les graines a albumen corné. Comptes rendus 1900, pag. 40; ferner: Sur l'individualité de la seminase etc. Comptes rendus 1900, pag. 340.

bieten die große Schwierigkeit, daß sie sich nicht auf toten Substraten von bekannter Zusammensetzung kultivieren lassen. Solange das nicht möglich wird, ist man zum Studium dieser Formen nur auf Vergleiche mit weniger strengen Parasiten angewiesen, die auch auf toten Substraten von bekannter Zusammensetzung noch gedeihen. Die zu untersuchenden Pilze mußten immer in Reinkultur verwendet werden, wollte man vor Trugschlüssen sicher sein.

Die verwendeten Pilze.

Diese habe ich alle von Orten ihres natürlichen Vorkommens übergeimpft und sie auf geeigneten Gelatineplatten rein kultiviert. Absichtlich habe ich keine Kulturen von anderen Orten bezogen, wo diese Pilze in Reinkulturen auf Gelatine oder anderen künstlichen Nährböden zum Teil schon ansehnliche Zeiten immer übergeimpft werden. Würden die Pilze im Laufe der Generationen sich allmählich an das Nährsubstrat anpassen, so wäre hier zu erwarten, das auch ihr Lösungsvermögen für verschiedene Zellulosearten sich mit der Zeit ändern müßte. Es müßten die Resultate mit solchen seit langer Zeit künstlich kultivierten Pilze andere sein als von solchen, die erst seit kurzem von ihrem natürlichen Substrate abgeimpft worden sind. Da eine solche Einwendung nicht als unberechtigt von der Hand gewiesen werden kann, habe ich vorgezogen, den mühevolleren Weg für die Untersuchung einzuschlagen und die Pilze selbst rein zu züchten.

Die Zahl der untersuchten Pilze ist leider nur eine kleine. Auf der einen Seite, ist es mir mit meinen bescheidenen Hilfsmitteln nicht gelungen, von allen gewünschten Formen wirklich Reinkulturen herzustellen, indem immer wieder Verunreinigungen sich in meinen Kulturen zeigten. Auf der andern Seite boten viele Pilze die Schwierigkeit, daß sie auf den verwendeten Nährböden entweder gar nicht keimten oder aber nur zu äußerst spärlicher Entwicklung zu bringen waren. Und schließlich habe ich einige gesuchte Sachen in meiner näheren Umgebung nicht finden können.

Ich konnte zu meinen Versuchen leider nicht jeden beliebigen Nährboden für die Pilzkulturen verwenden. Am besten eigneten sich Flüssigkeiten oder wenig konzentrierte Gelatine. Das Myzel konnte von solchen Nährsubstraten leicht in größeren Flocken auf die Schnitte gebracht werden, ohne daß dadurch die Strukturen des Schnittes so verdeckt worden wären, daß man ihre Veränderungen während der weiteren Entwicklung des Pilzes nicht hätte verfolgen können. Andere

Substrate wie Kartoffeln, Brot, Holz konnte ich nicht gebrauchen, denn in diese Substrate dringt das Myzel ein; seine Übertragung gelingt nicht, ohne daß man Teile des Substrates mit überträgt. Diese aber stören das Bild der Wirkung des Pilzes in der Enzymabsonderung und auch das mikroskopische Bild in einer Objektträgerkultur.

Nun haben aber Pfeffer und Katz[1]) nachgewiesen, daß die Absonderung der diastatischen Enzyme durch Gegenwart größerer Zuckermengen stark gehemmt wird. Auf unseren Fall übertragen, würde zu erwarten sein, daß durch Gegenwart von Zuckerarten (Hexosen oder Pentosen) die Absonderung von Zellulose lösenden Enzymen stark gehemmt wird.

Andererseits kennt man aber von der Hefe die Erscheinung, daß manche Stoffe wie die Maltose, bei schwachem Wachstum und geringen Pilzmengen nicht angegriffen werden. dagegen bei üppigem Wachstum und größeren Pilzmengen in den Stoffwechsel hineingerissen und gespalten werden. Wenn man in den Kulturen den Abbau einer Zellulose studiert, so muß ein lebhaftes Wachstum der Pilze vertreten sein, so wie eine größere Anzahl kräftiger Myzelien. Man erreicht dieses Ziel durch Zusatz von geringen Zuckermengen zu den Nährlösungen. 1—2% Traubenzucker genügen und bei dieser Konzentration ist nach den Pfefferschen Untersuchungen noch keine erhebliche Hemmung der Fermentabscheidung zu beobachten.

Ich habe deshalb bei den Kulturen mit Baumwoll- und Flachsfasern einen geringen Zuckerzusatz von 1- 3% zu den Lösungen gemacht, um ein besseres Wachstum der Pilzfäden zu erzielen. Von ruhenden Sporen, eingekapselten Protoplasmen ist keine Auflösung der Zellmembranen zu erwarten. Sie bleibt auch regelmäßig aus und deswegen müssen wir annehmen, daß die Ausscheidung von zellhautlösenden Fermenten nicht eintritt. Die mikroskopische Kontrolle der Versuche ist deswegen unerläßlich, nicht allein um die Auflösung von Membranteilen festzustellen, sondern auch um das Wachstum der Pilze zu prüfen. Die günstigsten Bedingungen gewährte die Kultur im hohlgeschliffenen Objektträger. Von den zu prüfenden Materialien wurden Schnitte angefertigt und im hängenden Tropfen mit der Pilzkultur zusammengebracht. Täglich wurden die Kulturen kontrolliert und am Schlusse wurde das Pilzmaterial auf Reinheit geprüft. Die Schnitte wurden nachher herausgenommen um mit ihnen einige Reaktionen auszuführen. Bei ganz wenigen Kulturen wurde an Stelle von reinem

1) Pfeffer und Katz, Sitzungsber. d. sächs. Ges. d. Wissensch. 1896.

Wasser, zuckerhaltiges Wasser für die Kulturen verwendet, um ein besseres Wachstum der Pilze zu veranlassen.

Die Materialien für die Untersuchung.

Für die Untersuchung von reiner Zellulose wurden Baumwoll- und Flachsfasern verwendet. Einige Versuche wurden mit schwedischem Fließpapier angestellt, das aus Holzschliff bestand. Für alle diese Materialien ist von E. Schulze[1]) gezeigt worden, daß sie nur durch konzentrierte Säuren angegriffen werden und bei der Hydrolyse Traubenzucker liefern. Es sind also Objekte, die zu den reinsten Zellulosen gehören, die man kennt. Um geringe Mengen Hemizellulosen zu entfernen, die allfällig vertreten sein konnten, wurden die Baumwoll- und Flachsfasern noch vorher mit verdünnter 3%iger Schwefelsäure 2 Stunden lang ausgekocht und nachdem sie gut ausgewaschen waren erst für die Versuche weiter verwendet.

Für die Untersuchung der Hemizellulosen verwendete ich Objekte, die in chemischer Beziehung möglichst gut bekannt waren. Im weiteren mußten die Objekte große Mengen Hemizellulosen enthalten und zwar in möglichst gut gekennzeichneten Schichten der Zellwände, denn wenn neben der Hemizellulose noch ansehnliche Mengen echter Zellulose in der gleichen Schicht enthalten waren, ist die Beobachtung der Auflösungserscheinungen erschwert.

Als Vertreter der Gramineen-Hemizellulose wählte ich Molinia coerulea Mönch. In dem basalen angeschwollenen Speicherinternodium ist die Hemizellulose reichlich in den ausgeprägten Verdickungsschichten der Zellen vertreten. Durch Behandlung mit verdünnten Säuren läßt sich diese Verdickungsschicht weglösen, so daß nur die derbe primäre Membran übrig bleibt. Gegenüber Säuren ist sie wenig widerstandsfähig, indem sie bereits durch Kochen in 2%iger Schwefelsäure gelöst wird. Bei der Hydrolyse liefert sie Dextrose und Xylose nebst wenig Lävulose, wie durch E. Schulze und N. Castoro[1]) gezeigt wurde. Die morphologischen Verhältnisse der Zellen sind einer Untersuchung sehr günstig, indem die Verdickungsschichten gleichartig sind und sich scharf von der derberen Mittellamelle abheben. Diese besteht aus einer echten Zellulose, denn sie wird erst durch Kochen in konzentrierter Schwefelsäure gelöst.

Von den Lupinen, die nach E. Schulze in der Beschaffenheit der in den Samen enthaltenen Hemizellulose nicht voneinder abweichen,

---

1) E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XIX.

1) E. Schulze und N. Castoro, Beiträge zur Kenntnis der Hemizellulosen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1903, Bd. XXXIX.

wählte ich Lupinus hirsutus[1]). Bei ihr sind die Wandverdickungen am schönsten ausgebildet und die etwas derbere Mittellamelle hebt sich scharf und deutlich ab. Die Hemizellulose gab bei der Inversion durch Säuren nach Schulzes Untersuchungen Galaktose und Arabinose. Sie geht beim Kochen mit $1^1/_2$ %iger Schwefelsäure leicht in Lösung. wird aber selbst durch 0,1 %ige Schwefelsäure beim Kochen nach längerer Zeit angegriffen. Sie erweist sich demnach gegen die Säuren weniger widerstandsfähig als Kartoffelstärke.

Von den Palmen wählte ich die Dattelkerne. Sie liefern bei der Hydrolyse Galaktose und Mannose[2]). Das Objekt zeigt im anatomischen Bau einfache Verhältnisse und das Studium der Keimung lehrt, daß diese stark verdickten Wände während dieses Prozesses fast völlig gelöst werden. Das Material dieser Zellwände ist somit eine fast reine Hemizellulose, wenngleich zu betonen ist, daß sie gegen Säure sich etwas widerstandsfähiger erweist als die Hemizellulose der Lupine und Molinia. Die bis jetzt untersuchten Palmensamen verhalten sich übereinstimmend wie die Dattelkerne und es kann darum dieses Beispiel für die Gruppe der Palmen als typisch gelten.

Als Beispiele amyloidhaltiger Samen wählte ich Impatiens balsamina und Cyclamen europaeum. Beide enthalten Amyloid in den Endosperm- resp. Cotyledonarwänden. Sie werden bei der Keimung fast ganz weggelöst. Das Amyloid läßt sich durch kochendes Wasser in Lösung bringen und wird durch Alkohol aus den Lösungen gefällt. Mit kochenden verdünnten Säuren wird es sehr leicht in Galaktose und Xylose gespalten, wie E. Winterstein[3]) dargetan hat. Obwohl die Analyse nur für Tropaeolum majus völlig durchgeführt wurde und teilweise für Impatiens, so ist wahrscheinlich, daß das Amyloid aus Cyklamen und Impatiens sich gleich verhält, indem es sich in den mikrochemischen Reaktionen nicht von jenem unterscheidet. Tropaeolum majus konnte ich in den meisten Fällen nicht gebrauchen. Die Sporen mancher Pilze keimen auf solchen Schnitten nicht und das übertragene Mycel zeigt kein Wachstum, eine Erscheinung, die auf Giftwirkung anderer Stoffe im Samen, wahrscheinlich der Senföle, zurückzuführen ist.

1) E. Schulze und N. Castoro, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1902, Bd. XXXVII.

2) E. Schulze, Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Zellmembranen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XIV.

3) E. Winterstein, Über das pflanzliche Amyloid. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XVII.

Für eine Anzahl Versuche verwendete ich ferner Samen von Ruscus aculeatus. Das Endosperm besitzt außerordentlich stark verdickte Membranen und an Härte steht es der Steinnuß Phytelephas nicht nach. Da die Pflanze zu den Liliaceen gehört, vermutete ich auch eine andere Zusammensetzung der Hemizellulose als bei den Palmen. Auf meine Veranlassung wurde diese Hemizellulose von Dr. N. Castoro[1]) im Laboratorium von Prof. Dr. E. Schulze untersucht. Sie lieferte bei der Inversion fast ausschließlich Mannose neben wenig Arabinose. Gegen Säuren erweist sich diese Hemizellulose etwas widerstandsfähiger wie die der Palmensamen. Sie geht beim Kochen mit 5 %iger Schwefelsäure in Lösung mit Chlorzinkjod nimmt sie einen ziegelroten Farbenton an. Bei der Keimung der Samen wird sie ganz gelöst. Die Mittellamelle ist wenig ausgeprägt und wird bei der Keimung ebenfalls gelöst.

Das Verhalten der Pilze.

1. Mucor racemosus Fr.

Auf Pferdemistkulturen wurde dieser Vertreter der Mucorineen erhalten. Er wurde auf Gelatineplatten übergeimpft und erst von diesem wurde das reine Material in die Objektträgerkulturen mit den Zellulosen übertragen. Der Erfolg der Kulturen ist in nachstehender Übersicht enthalten:

Baumwollfasern . . .	—	Mit wenig Zuckerwasser gut gewachsen
Leinfasern	—	„ „ „ „ „
Molinia coerulea . . .	+	Ohne Zucker kräftige Entwicklung
Phoenix dactylifera . .	—	„ „ „ „
Ruscus aculeatus . . .	—	„ „ gute „
Lupinus hirsutus . . .	—	„ „ „ „
Impatiens balsamina . .	—	„ „ „ „
Cyclamen europaeum .	—	„ „ „ „
Tropaeolum majus . .	—	„ „ schlechte „

Wie zu ersehen ist vermochte der Pilz die Hemizellulose von Molinia coerulea Mönch aufzulösen; dagegen löste er reine Zellulosen nicht und ebenfalls wurden Hemizellulosen der anderen Versuchsobjekte intakt gelassen. In allen Kulturen mit Ausnahme von Tropaeolum entwickelte sich der Pilz gut und erzeugte reichlich Chlamydosporen und Sporangien. Es kann somit unmöglich das Fehlen der Auflösung auf ungenügendes Wachstum des Pilzes zurückgeführt werden.

1) N. Castoro, Beiträge zur Kenntnis der Hemizellulosen. Zeitschr. f. physik. Chemie 1906, Bd. XLIX, pag. 100.

Die Kulturen mit Tropaeolum majus zeigten ein eigenartiges Verhalten. Auf frischen Schnitten, die mit gewöhnlichem Wasser oder mit Zuckerwasser angesetzt worden waren, keimten die Sporen erst nach 3—4 Tagen und entwickelten sich schlecht, eine Erscheinung, die auch bei der Kultur mit anderen Pilzen sich zeigte. Wurden die Schnitte hingegen mit kaltem Wasser vorher, während 3—4 Stunden ausgelaugt, so erfolgte die Keimung der Sporen viel früher und der Pilz entwickelte seine Mycelien besser. Ich muß annehmen, daß die Keimung der Pilzsporen durch eine Substanz verhindert wird, welche durch das Wasser extrahiert werden kann.

Alle Versuche zeigten, daß auch bei ordentlicher Entwicklung des Pilzes die Zellwand durch Mucor racemosus nicht gelöst wird. Die Blaufärbung der Membran durch Jod war bei Tropaeolum, Impatiens und Cyclamen immer noch gleich deutlich wie vor der Behandlung durch die Pilze zu beobachten.

Die Auflösung der Verdickungsschichten in der Molinia durch Mucor racemosus ist etwas verschieden von der Auflösung dieser Schichten bei normalen Entleerung des Organes. Es fehlen die Korrosionsfiguren, hingegen tritt die Lösung in zwei verschiedenen Zonen auf. Zuerst bildet sich außen eine weniger dichte Zone, die sich nach innen allmählich vergrößert und dann erst wird diese äußere Zone auch gelöst. Die Substanz der Verdickungsschicht wird vollständig weggelöst, dagegen bleibt die Mittelamelle immer ungelöst zurück. Auch gegen Säuren ist diese Mittellamelle recht resistenzfähig; sie löst sich nur in konzentrierten Säuren und besteht somit aus einer echten Zellulose. Der Pilz macht somit den feinen Unterschied zwischen der Hemizellulose und der echten Zellulose. Nach der Wirkung des Pilzes bleibt das gleiche Netz der Mittellamellen zurück, wie nach dem Auskochen mit verdünnten Säuren. Demnach vermag der Pilz auch die echte Zellulose der Gräser nicht anzugreifen. In günstigen Kulturen kann bereits 2 Tage nach der Sporenaussaat der Beginn der Lösung beobachtet werden; sie war in den Objektträgerkulturen mit den dünnen Schnitten am 6. und 7. Tage vollendet.

Bei Lupinus hirsutus zeigten die Kulturen nur ein Aufquellen der Membranen; eine eigentliche Lösung trat selbst nach 8 Tagen nicht ein, trotzdem der Pilz sich üppig entwickelte.

Aus der Versuchsserie geht somit hervor, daß Mucor racemosus besonders auf die Lösung der Hemizellulose der Gräser eingerichtet ist. Das erklärt auch sein Vorkommen in der freien Natur auf faulendem Stroh, Mist usw.

2. Mucor globosus A. F.

Von einer faulenden Erbse isolierte ich einen Mucor, der mit der Fischerschen Diagnose für Mucor globosus übereinstimmte[1]). In der Kultur auf der Gelatine bildet er ein schmutziggelbes Myzel mit lang gestielten Sporangien, die racemös verzweigt sind. Die Sporangien sind kugelig, grau und messen 70 μ, die Columella ist glatt, schwach birnförmig, 40—50 μ lang, die Sporen oval, farblos, 10—12 μ lang. Chlamydosporen fehlen in den üppigen Gelatinekulturen. Auf die verschiedenen hemizellulosehaltigen Materialien verbracht zeigt er folgendes Verhalten:

Leinfaser	—	Mit Zuckerwasser gut gewachsen
Baumwollfaser	—	„ „ „ „
Molinia	++	Ohne Zucker üppige Entwicklung
Lupinus hirsutus . . .	+	„ „ „ „
Phoenix dactylifera . .	—	„ „ mittlere „
Ruscus aculeatus . . .		„ „ „ „
Impatiens balsamina .	(+)	„ „ gute „

Der Pilz vermag keine Zellulose zu lösen; dagegen löst er verschiedene Hemizellulosen gut auf. Bei Molinia geht die Abschmelzung der Verdickungsschicht rasch vor sich. Es bleibt die Mittellamelle zurück, völlig intakt; ein Befund, der nur die Unfähigkeit des Pilzes. echte Zellulose zu lösen, besser demonstriert.

Bei Lupinus geht die Lösung sehr langsam vor sich. Der Pilz löst zuerst die Mittellamellen, die einzelnen Zellen werden frei und dann erst geht langsam die Lösung der Verdickungsschichten unter verquellen vor sich, bis zuletzt alle Teile der Membran in Lösung getreten sind.

Bei Impatiens Balsamina zeigt die Lösung eine merkwürdige Erscheinung. Es werden am Rande die einzelnen Zellen langsam isoliert. indem die Mittellamelle sich löst, dann bemerkt man aber, daß auch die Verdickungsschichten der Wandung langsam zerfallen. Macht man nun mit Jod die Amyloidreaktion, so zeigt sich, daß in der Nähe der Schnitte eine außerordentlich große Menge sehr kleiner Körnchen sich befinden, die mit Jod die bekannte, für das Amyloid charakteristische Blaufärbung geben, genau wie die intakten Verdickungsschichten der Impatienszellen. Daraus läßt sich nur ein einziger Schluß ziehen: Der Pilz löst die Grundsubstanz, aus welcher die Mittellamelle hauptsächlich besteht und in den Verdickungsschichten gewissermaßen die Grundmasse bildet, in welche das Amyloid eingelagert ist, auf. Dadurch werden die zahlreichen Amyloidpartikelchen frei und können in der umgebenden

1) A. Fischer, Phycomyceten in Rabenhorsts Kryptogamenflora, pag. 202.

Flüssigkeit sich zerstreuen. Dieses Amyloid wird von dem Pilz entweder nur sehr schwer oder gar nicht gelöst. deswegen bleiben die Körnchen intakt und sind selbst in alten Kulturen nach drei Wochen noch zu finden. Daß die Substanz der Körnchen wirklich aus Amyloid besteht, zeigt die Jodreaktion. In den zum Versuche angewendeten Impatienszellen war keine Stärke vorhanden: es konnten somit diese Körnchen nicht aus Stärkesubstanz hervorgegangen sein.

Es müssen somit deutlich zwei verschiedene Wirkungen von einander unterschieden werden bei der Lösung der Zellwand von Impatiens. 1. Die Lösung der mit wässeriger Jodlösung nicht reagierenden Grundsubstanz und der Mittellamelle, die sich gleich verhält, und 2. die Lösung des Amyloides, das in diese Grundsubstanz eingelagert ist. Mucor globosus Fischer löst die Grundsubstanz, während er das Amyloid zurück läßt.

3. Mucor neglectus Vuill.

Von einer angefaulten Bohne impfte ich diesen Pilz auf Gelatineplatten, wo er sich üppig entwickelte und reichlich Sporangien bildete. Es ist offenbar eine Mucorart, die sich an der Zersetzung allerlei organischer Substanz betätigt. In den Kulturen auf Hemizellulose gab er folgendes Resultat:

Baumwollfaser	−	Mit Zuckerzusatz Wachstum gut
Leinfasern	−	
Molinia	−	Wachstum gering
Lupinus hirsutus	+ + +	Wachstum sehr gut
„ albus	+ +	
Phoenix dactylifera	−	Wachstum gut
Ruscus aculeatus	−	
Impatiens balsamina	+	
Cyclamen europaeum	+	

Der Pilz löst, wie die andern untersuchten Mucorineen, keine echte Zellulose auf, dagegen löst er energisch die Hemizellulosen der Lupine und der amyloidhaltigen Samen. Bei den Lupinen löst er alles bis an die Samenschale, die Mittellamelle geht fast so rasch wie die Verdickungsschichten in Lösung. Auch in der Samenschale werden die Verdickungsleisten der Trägerzellen und Stabzellen teilweise gelöst.

Bei Impatiens und Cyclamen wird die Grundsubstanz wie das Amyloid gelöst. Die Lösung geht rasch vorwärts; in 3—4 Tagen ist alles bis auf die Samenhaut bereits gelöst. Die Lösung beider Teile geht ziemlich parallel. Die Membranen schmelzen unter leichter Aufquellung von außen ab.

Beachtenswert ist, daß die Hemizellulose der Molinia völlig intakt gelassen wird wie diejenige von Phönix und Ruscus.

Das Verhalten zu den Samenschalen zeigt ferner mit aller Deutlichkeit, wie die Kulturen auf Baumwolle und Leinfasern, daß der Pilz echte Zellulosen nicht zu lösen vermag.

4. Mucor piriforme A. F.

Dieser Mucor wurde von einem faulen Apfel abgeimpft und in Gelatine rein kultiviert. Er zeigt gutes Wachstum, verflüssigte die Gelatine und bildete reichlich Sporangien und später auch Chlamydosporen. Wenn er auf die hemizellulosehaltigen Materialien verbracht wurde, gab er folgendes Resultat:

Baumwollfasern	−	Mit Zuckerwasser gutes Wachstum
Leinfasern	−	
Molinia		Wachstum gut
Lupinus hirsutus	+ + +	Wachstum sehr üppig
Phoenix dactylifera		Wachstum gut
Ruscus aculeatus		
Impatiens balsamina	+	

Der Pilz zeigt somit ein ähnliches Verhalten wie Mucor neglectus. Er löst nur die Lupinen- und Impatienshemizellulose, während die reine Zellulose sowie die Hemizellulose von Molinia, Phönix und Ruscus unverändert bleibt.

Immerhin zeigen sich im Verhalten beider Pilze kleine Differenzen. Die in Frage stehende Spezies löst bei Lupinus die Verdickungsschichten schneller als die Mittellamellen. Desgleichen werden die derberen Formen der Hemizellulosen in der Samenschale speziell in Stab- und Trägerzellen weniger leicht angegriffen. In dem sechs Tage dauernden Versuch waren sie noch intakt geblieben.

Bei Impatiens wird die Mittellamelle früher gelöst, indem die einzelnen Zellen aus dem Verband fallen. In den Verdickungsschichten findet ein Abschmelzen der Wandsubstanz statt, wobei die mit Jod sich nicht blau färbende Substanz früher gelöst wird. In der Umgebung der Membran färbt sich auf Jodzusatz auch die Flüssigkeit blau. Die mit Jod sich bläuende Substanz wird darum weniger leicht in Lösung gebracht, wenn sie schließlich doch auch aufgebraucht wird.

5. Rhizopus nigricans Ehrenberg.

Diese weit verbreitete Mucorine impfte ich von einem Stück stark verschimmelten Brotes ab. Er läßt sich auf Mostgelatine sehr leicht kultivieren und schreitet sehr bald wieder zur Bildung neuer Sporangien. Er verflüssigt die Gelatine. In der Natur findet er sich häufig auf faulenden krautigen Stengeln und bewirkt dort eine ganz charakteristische Fäulnis. Auf Hemizellulosen verbracht zeigt er ein verschiedenes Verhalten. In nachstehender Übersicht ist das Resultat der Kulturversuche zusammengestellt.

Fließpapier	—	Mit Zuckerwasser Wachstum gut
Leinfasern	—	
Baumwollfasern	—	
Molinia	—	Wachstum gut
Lupinus hirsutus	++	Wachstum sehr üppig
„ albus	++	
Phoenix dactylifera	—	Wachstum gut
Ruscus aculeatus	—	
Impatiens balsamina	+	
Cyclamen europaeum	+	

Hier zeigt sich auch wieder, daß dieser Pilz nur Hemizellulosen löst, die echten Zellulosen aber intakt läßt. Auch das Lösungsvermögen für Hemizellulosen ist nicht allgemein, sondern nur bestimmte Formen werden von dem Pilz ergriffen. Besonders leicht wird die Lupinenhemizellulose ergriffen. Innerhalb 24 Stunden sind deutliche Lösungsfiguren zu sehen und nach 40 Stunden war der größte Teil der Substanz der Schnitte gelöst. Die Lösung geht unter Anquellen der Substanz vor sich; weder Korrosionsfiguren noch partielle Lösungserscheinungen sind sichtbar. Die innere derbere Schicht widersteht der Lösung etwas länger, ebenso die äußerste Zellschicht der Cotyledonen, beide werden aber nach längerer Einwirkung vom Pilz in Lösung gebracht. Ebenso löst der Pilz in den Träger- und Stabzellen die Hemizellulose heraus.

Auch bei Cyclamen und Impatiens löst der Pilz energisch die Verdickungsschichten auf. Sowohl das Amyloid als auch die Grundsubstanz, in welche dasselbe eingelagert ist, werden gelöst, so daß am Ende des Lösnngsprozesses nur noch die gebräunten Zellwände der Samenhaut übrig bleiben.

Weder Moliniahemizellulose noch diejenige der Dattel werden von Rhizopus nigricans gelöst. Der Pilz zeigt eine Spezialisation auf Lupinen und Impatiens in seinem Lösungsvermögen.

6. Thamnidium elegans Link.

Der Pilz wurde von Pferdemist auf Gelatineplatten übergeimpft. Er verflüssigt die Gelatine nicht und bildet reichlich Sporangienträger. Auf den verschiedenen Materialien zeigt er folgendes Verhalten:

Fließpapier	—	Mit Zuckerzusatz Wachstum mittel
Leinfasern	—	
Baumwollfasern	—	
Molinia	—	Wachstum gut
Lupinus hirsutus	+	Wachstum sehr gut
„ albus	++	„ „ „
Phoenix dactylifera	—	Wachstum mittel
Ruscus aculeatus		
Impatiens balsamina	+	Wachstum gut
Cyclamen europaeum	+	

Der Pilz zeigt ein gutes Lösungsvermögen für die Hemizellulosen der Lupine. Bereits nach 3 Tagen war in den Schnitten die größte Masse der Verdickungsschichten gelöst. Die Mittellamellen widerstehen der Lösung etwas länger, werden aber ebenfalls nach längerer Zeit gelöst. Ebenso werden die Verdickungsschichten der Stab- und Kurzzellen der Samenschale nach längerer Zeit in Lösung gebracht. Bei Molinia, Phoenix, Ruscus war selbst nach 10 Tagen keine Spur von Lösung der Hemizellulose zu beobachten.

Bei Impatiens balsamina und Cyclamen europaeum löst der Pilz des Amyloid und die Grundsubstanz, in der es eingebettet ist, auf. Die Membran wird langsam abgeschmolzen. Selten lösen sich einzelne Zellen aus dem Verbande los und in der Kulturflüssigkeit läßt sich auch keine Substanz nachweisen, die mit Jod allein blau wird. Die Lösung der Grundsubstanz und des Amyloides geht darum annähernd gleich rasch vor.

7. *Penicillium glaucum* I.

Der Pilz wurde von einem faulen Apfel auf Mostgelatineplatten übergeimpft, wo er sich üppig und rasch entwickelte. Die Gelatine wurde durch diesen Pilz nicht verflüssigt. Der Erfolg der Kulturen mit Bezug auf die Auflösung der Membranen war folgender:

Baumwollfasern	−	Mit Zuckerwasser Entwicklang üppig
Leinfasern	−	
Fließpapier	−	
Molinia coerulea	−	Ohne Zuckerwasser Entwicklung gut
Phoenix dactylifera	−	
Phytelephas macrocarpa	−	
Ruscus aculeatus	−	
Lupinus hirsutus	−	
„ albus	−	
Impatiens balsamina	−	
Cyclamen europaeum	+	

Von Grüß[1]) wurde für Penicillium glaucum angegeben, daß es die Hemizellulose der Dattel zu lösen vermag. Ich kann dieses Resultat in seiner allgemeinen Fassung nicht bestätigen Schon früher hatte ich bei Gelegenheit der Kultur von Primulaceen die Wahrnehmung gemacht, daß die jungen Pflanzen sehr gern von diesem Pilz befallen werden und er auch einzelne Zellwände auflöst. Dieses Verhalten brachte mich auf die Vermutung, daß dieser Pilz die Hemizellulose der Primulaceen auflösen könnte. Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, vermag der Pilz weder die echten Zellulosen noch die meisten Hemi-

1) J. Grüß, Beiträge zur Enzymologie. Festschrift für Schwendener, 1898.

zellulosen aufzulösen. Eine Ausnahme bilden nur die amyloidhaltigen Membranen der Endosperme von Impatiens, Cyclamen und Tropaeolum. Hier vermag der Pilz das Amyloid aus den Membranen herauszulösen, während die Grundmasse der Membran ungelöst zurück bleibt.

Man sieht in den betreffenden Kulturen, daß die Membranen nach einiger Zeit weniger dicht werden. Nimmt man nun einen solchen Schnitt aus der Kultur heraus und macht die Jodprobe, so bemerkt man, daß diese Membranen entweder nicht mehr blau werden, oder weniger intensiv an den Innenwänden blau werden. In günstigen Stadien kann man sehen, daß z. B. der innere Teil der Verdickung sich noch intensiv mit Jod blau färbt, der äußere Teil der Membran nicht mehr blau wird und bedeutend weniger dicht geworden ist. Im Endstadium der Einwirkung des Pilzes sieht man die Membranen mit ihren normalen Konturen aber weniger dicht als normal und mit Jod sich nicht mehr bläuend. Es ist die derbere Grundsubstanz der Membran, die zurück geblieben ist, während das mit Jod sich bläuende Amyloid herausgelöst wurde.

Die sonst so leicht angreifbare Hemizellulose der Lupinen zeigte bei der Einwirkung von diesem Penicillium nur eine Quellung; eine eigentliche Lösung war nach sechs Tagen noch nicht eingetreten.

8. Penicillium glaucum II.

Aus echtem Roquefortkäse isolierte ich ein Penizillium, das mit Penicillium glaucum übereinstimmt. Dieser Pilz stimmt in seinem Lösungsvermögen für Hemizellulose mit dem vorhergehenden überein. Er vermag das Amyloid zu lösen, läßt aber die übrigen Materialien intakt. Ich führe diesen Befund an um zu zeigen, daß der Nährboden, auf welchem der Pilz gewachsen war, jedenfalls für das Lösungsvermögen des Pilzes für Hemizellulose nicht ausschlaggebend ist. Während dieser Pilz auf Käse sich entwickelte, hätte er gewiß Zeit gefunden, sich dem neuen Nährmedium anzupassen und allfällig andere Eigenschaften zu erlangen als das Penicillum, das auf dem Apfel sich entwickelt hat. Das ist wenigstens für das Lösungsvermögen für Hemizellulosen nicht eingetreten, denn sie stimmen in allen Versuchen mit einander überein.

9. Penicillium glaucum III.

Nachdem Grüß für ein Penicillium gefunden, daß dasselbe auch die Wandverdickungen von Dattelkernen zu lösen vermag, hielt ich es für notwendig, weitere Untersuchungen an Penicillium anzustellen, in-

dem meine ersten Befunde diese Resultate nicht bestätigten. Ich isolierte ein Penizillium von einer Traubenbeere und fand nun in der Tat ein abweichendes Verhalten in dem Lösungsvermögen für Hemizellulosen. Die Kulturen gaben folgendes Resultat:

Baumwolle	—	Mit Zuckerwasser gute Entwicklung
Fließpapier	-	
Molinia	—	Ohne Zucker gute Entwicklung
Lupinus hirsutus	+	" " sehr gute Entwicklung
Dattel	+	" " " " "
Ruscus aculeatus	+	" " " " "
Impatiens	+ +	" " " " "
Cyclamen	+	" " " " "

Neben dem Lösungsvermögen für Amyloid besitzt dieses Penicillium weiter die Fähigkeit, auch die Hemizellulose der Lupine, der Dattel und von Ruscus aculeatus zu lösen. Es stimmt in seinem Verhalten gegenüber Dattel mit der von Grüß gemachten Angabe über die Auflösung überein. Dagegen ist dieses Penicillium sicher eine andere Spezies als das vorher erwähnte Penicillinm glaucum, trotzdem es im allgemeinen Aussehen mit den vorhergehenden Penizillium übereinstimmt.

Die Lösung der Hemizellulose von Lupinus geht unter schwachem Aufquellen vor und schreitet nur langsam vorwärts. Es werden dabei die derberen inneren Schichten wie die Hemizellulose in den Zellen der Samenschale aufgelöst.

Bei der Dattel findet eine Abschmelzung der Schichten ohne Aufquellung statt. Auch zeigt sich keine besonders differenzierte Lösungszone. Der gleiche Vorgang zeigt sich auch bei der Lösung der Hemizellulose von Ruscus aculeatus. Die derberen äußeren Schichten werden in gleicher Weise wie die Verdickungsschichten gelöst und eine Trennung der einzelnen Zellen findet nicht statt.

Bei Impatiens und Cyclamen wird das Amyloid aus der Grundsubstanz der Membran herausgelöst und später erst wird auch die Grundsubstanz noch angegriffen.

Die echte Zellulose der Samenschalen wie von Baumwolle und Fließpapier wird intakt gelassen.

10. Sklerotinia fructigena und cinerea Schroeter.

Diese beiden nahe verwandten Pilze verhalten sich in ihrem Auflösungsvermögen für Hemizellulosen gleich. Sklerotinia fructigena wurde von einem faulen Apfel, Sklerotinia cinerea von einer erkrankten Pflaume auf Mostgelatine übergeimpft und die Reinkulturen wurden zu den Versuchen verwendet. Beide verflüssigen die Gelatine nicht.

Das Ergebnis ist in folgender Übersicht enthalten:

Leinfasern	—	Mit Zuckerwasser gutes Wachtum und ohne Zuckerwasser sehr geringes Wachstum
Baumwollfasern	—	Ohne Zucker Wachstum gut
Molinia coerulea	—	„ „ „ „
Lupinus hirsutus	+	„ „ „ sehr üppig
„ albus	+	„ „ „ „ „
Phoenix dactylifera	—	„ „ „ gut
Ruscus aculeatus		„ „ „ „
Impatiens balsamina	—	„ „ „ „
Cyclamen europaeum		„ „ „ „
Tropaeolum majus		„ „ „ null, erst nach Entwässerung ist das Wachstum gut.

Das Verhalten der Pilze in den Kulturen ist sehr charakteristisch. In den Lupinen erfolgte die Auflösung der starken Wandverdickungen sehr rasch. Am zweiten Tage, nachdem kräftiges Myzel auf die Lupinenschnitte gebracht wurde, war bereits der größte Teil der Verdickungsschichten gelöst. Die Auflösung ist hier als Abschmelzungsprozeß sichtbar; eine hyaline Randzone tritt nicht hervor. Es quillt die Membransubstanz etwas auf und gleichzeitig werden die einzelnen Lamellen deutlicher und unter weiterer Quellung geht das Ganze in Lösung. Nur an wenigen Punkten sieht man, daß die inneren Partien vor den äußeren Schichten gelöst werden.

Die Mittellamelle setzt der Lösung nur wenig größeren Widerstand entgegen. Man beobachtet nur kurze Zeit das Netz der Mittellamellen von den Verdickungsschichten befreit, das dann ebenfalls gelöst wird. Die äußerste Zellage der Cotyledonen besitzt etwas derbere Membranen und widersteht der Lösung etwas länger, wird aber ebenfalls in Lösung gebracht. Ebenso wird in der Samenschale die Hemizellulose aus den Membranen der Träger- und Stabzellen in Lösung gebracht.

Die Geschwindigkeit des Lösungprozesses ist bei beiden Pilzen S. fructigena und cinerea ungefähr gleich. Am vierten Tage waren nach dem Ansetzen der Kulturen die Lösung der Membranen an Rasiermesserschnitten beendet.

Während bei den Lupinen die Hemizellulose rasch gelöst wird, bleiben die Membranen der übrigen untersuchten Objekte völlig intakt, selbst nach acht und zehn Tagen. Auch das Amyloid in den Samen von Impatiens und Cyklamen wird nicht angegriffen. Ebenso bleibt die reine Zellulose intakt, sowohl im Filtrierpapier als bei den Fasern.

Die beiden Sklerotiniaarten müssen darum als spezialisierte Formen bezüglich ihres Lösungsvermögens von Hemizellulosen angesehen werden.

11. Botrytis cinerea — Sklerotinia Fuckeliana de By.

Dieser Pilz, der die Edelfäule der Trauben verursacht, ist leicht auf Mostgelatine oder zuckerhaltigen Flüssigkeiten zu kultivieren. Ich habe ihn von edelfaulen Trauben abgeimpft und auf Mostgelatine weiter kultiviert. Die Gelatine wird von dem Pilz verflüssigt. Das Ergebnis der Kulturen ist in folgender Tabelle enthalten:

Leinfasern		Mit Zucker gutes Wachstum ohne Zucker geringes Wachstum
Baumwollfasern	—	
Filtrierpapier	—	
Molinia coerulea	—	Wachstum gut
Lupinus hirsutus	+	„ sehr üppig
„ albus	+	„ „ „
Phoenix dactylifera	—	„ gut
Ruscus aculeatus		„ „
Impatiens balsamina	+	„ „
Cyclamen europaeum	+	
Tropaeolum majus	+	Auf gewässerten Schnitten zeigte der Pilz gutes Wachstum

Der Pilz vermag wie die Sklerotinia fructigena und cinerea sehr energisch die Hemizellulose der Lupinen aufzulösen. Bereits nach zwei Tagen ist die Lösung vielfach beendet. Die Verdickungsschichten quellen auf und gehen unter allgemeiner Quellung in Lösung, ohne daß besondere hyaline Zonen oder Corrosionsstacheln auftreten. Die Verdickungsschichten werden zuerst gelöst und das Netz der Mittellamellen bleibt kurze Zeit erhalten und wird dann aber ebenfalls aufgelöst.

Viel weniger rasch werden von dem Pilz amyloidhaltige Membranen angegriffen. Bei Impatiens balsamina wird das Amyloid zuerst herausgelöst. Mit der Jodprobe bemerkt man, daß solche Membranstellen sich nicht mehr blau färben. Dann wird aber darauf der übrige Teil der Membran bald nachher unter Quellung aufgelöst. Die Mittellamelle bleibt etwas länger widerstandsfähig, wird aber bei diesem Objekte ebenfalls gelöst. Der Lösungsprozeß schreitet indes nur langsam fort. Bei Cyclamen treten die gleichen Verhältnisse, nur noch etwas langsamer als bei Impatiens, auf.

Die echte Zellulose bleibt intakt, ebenso die Hemizellulose bei Molinia, Phoenix und Ruscus.

12. Botrytis vulgaris Fr.

Diese Botrytisform wurde von einem faulen Geraniumstengel auf die Mostgelatineplatten übergeimpft, wo sie sich üppig entwickelte und bald neue Botrytis erzeugte. Trotzdem, daß die Conidienträger und Conidien der vorhergehenden sehr ähnlich sind, halte ich den Pilz für verschieden von der Botrytis cinerea, die auf den Traubenbeeren vorkommt.

und habe aus diesem Grunde die alte Bezeichnung von Fries für ihn gewählt. In dieser Auffassung werde ich durch die Resultate meiner Versuche bestärkt. Der Pilz zeigt gegenüber den verschiedenen Substanzen folgendes Verhalten:

Baumwollfasern	—	Mit Zuckerwasser gutes Wachstum
Leinfasern	—	
Molinia coerulea	+	Wachtum gut
Lupinus hirsutus	+++	Wachstum sehr üppig
„ albus	+++	
Phoenix dactylifera	—	Wachstum gut
Ruscus aculeatus		
Cyclamen europaeum	+	
Impatiens balsamina	+	

Der Pilz vermag wie Botrytis cinerea sehr energisch die Hemizellulose der Lupinen aufzulösen; ebenso bringt er das Amyloid von Cyclamen und Impatiens in Lösung, wenngleich betont werden muß, daß der Lösungsprozeß erst am zweiten oder dritten Tage beobachtet wurde, also unter gleichen Bedingungen weniger rasch eintritt, als bei Botrytis cinerea, wo die Lösung nach dem ersten Tage beobachtet wurde. Daneben vermag der Pilz auch die Molinia-Reservezellulose zu lösen, was der Botrytis cinerea der Trauben nicht zukommt. Sie löst bei der Molinia die ganzen Verdickungsschichten bis auf die Mittellamelle durch Abschmelzung. Es bleibt nur diese derbe Schicht ungelöst zurück.

Bei den Lupinen werden die Verdickungsschichten und die Mittellamellen gelöst. In den fortgeschrittenen Stadien bleiben nur die Samenschalen übrig und in diesen wird die Hemizellulose der Verdickungsschicht der Stabzellen und Trägerzellen gelöst. Die harten inneren Zellschichten der Samenschale widerstehen am besten der Lösung.

Auch bei Impatiens balsamina wird sowohl das Amyloid als die Grundsubstanz, in welche dieses eingelagert ist, gelöst. Die Auflösung des Amyloides erfolgt etwas rascher als die Auflösung der Grundsubstanz.

Der Pilz zeigt nach allem ein besseres Auflösungsvermögen als Botrytis cinerea. Er ist weniger streng spezialisiert in der Auflösung der Hemizellulosen als sein nächster Verwandter auf den Traubenbeeren.

13. Nectria cinnabarina. Tode.

Diesen Pilz habe ich von einem erkrankten Ast von Carpinus betulus auf Gelatine abgeimpft und weiter gezüchtet. Er bildete in

den Kulturen sehr schöne, reichliche Mycelien und schreitet rasch zur Konidienbildung. Die Gelatine wird durch ihn verflüssigt. Auf den verschiedenen Materialien mit Hemizellulosen zeigt er folgendes Verhalten:

Baumwolle	—	Mit Zuckerwasser gut gewaschen
Filtrierpapier	—	
Molinia	+	Ohne Zucker Wachstum gut
Lupinus hirsutus	+++	Wachstum sehr üppig
„ albus	+++	
Dattel	-	Wachstum gut
Ruscus aculeatus	—	
Impatiens balsamina		
Cyclamen europaeum		
Stärke	+	

Wie die vorhergehenden Untersuchungen zeigen, lösen die Pilzfäden der untersuchten Vertreter echte Zellulosen nicht auf. Bei Nectria cinnabarina ist das gleiche der Fall. Das ist insoweit auffällig, als gerade Nectria cinnabarina auch den Holzkörper der befallenen Pflanzen verändert. Dieser Pilz erscheint in seinem Lösungsvermögen für Hemizellulosen stark spezialisiert. Er läßt die Hemizellulose bei der Dattel, Ruscus, Impatiens, Cyclamen völlig intakt, trotzdem daß er sich in diesen Kulturen recht gut weiter entwickelte. Dagegen löst er sehr energisch die Hemizellulosen der Lupine. Bereits nach 24 Stunden sind schon Lösungserscheinungen zu beobachten. Die Substanz quillt, die Schichten werden deutlicher und sie gehen in Lösung, ohne daß es zur Bildung von Corrosionsfiguren kommt. An einzelnen Stellen ist sogar zu sehen, daß die inneren Schichten vor den äußeren gelöst werden. Auch die Mittellamelle wird von dem Pilz in Lösung gebracht.

Bei Molinia wurde dann nur eine sehr schwache Lösung beobachtet. Sie trat erst nach 8 Tagen ein und setzte auch nur sehr dürftig ein. Die Verdickungsschichten gehen daher nicht vollständig in Lösung, sondern es wird nur ein Teil der Substanz herausgelöst und eine andere Partie bleibt ungelöst zurück. Was bei Mucor racemosus zu beobachten ist, tritt auch hier ein, nur mit dem Unterschied, daß die Substanz, die den hyalinen Saum bei jener Lösungsfigur bildet, hier ungelöst zurückbleibt.

Auch die Stärke wird von Nectria cinnabarina angegriffen und in Lösung gebracht.

14. Cladosporium herbarum Pers.

Von einem Roggenhalm, der nach der Getreideernte auf einem Felde liegen geblieben war, impfte ich diesen Pilz auf Gelatineplatten,

wo er sich üppig entwickelte und reichlich Conidien bildete. Er bildete auf der Gelatine schwarze schleimige Krusten, wobei die Gelatine gelöst wird. Auf Hemizellulosen übertragen entwickelt er sich gut und gab bezüglich seines Lösungsvermögens folgende Resultate:

Leinfasern	—	Mit Zuckerwasser Wachstum gut
Baumwolle	—	Mit Zuckerwasser Wachstum gut
Molinia	+	Ohne Zucker Wachstum sehr gut
Lupinus hirsutus	+	Ohne Zucker Wachstum sehr gut
„ albus	+	Ohne Zucker Wachstum sehr gut
Phoenix dactylifera	—	
Ruscus aculeatus	—	Ohne Zucker Wachstum gut
Impatiens	+	Ohne Zucker Wachstum gut
Cyclamen	+	Ohne Zucker Wachstum gut

Der Pilz löst keine echten Zellulosen auf, dagegen löst er energisch Hemizellulosen. Auf Lupinen und Molinia löste er die Verdickungsschichten bereits nach 2 Tagen, während bei Impatiens und Cyclamen die Lösung nur langsam vor sich ging. Die Abschmelzung der Schichten geht bei Molinia mit einer kleinen hyalinen Zone vor sich. Die Mittellamellen werden bei Molinia nicht gelöst, selbst in 14tägigen Kulturen war das Netz dieser Zellwände völlig intakt. Das ist zugleich ein guter Beweis für die Unfähigkeit des Pilzes, Zellulose in Lösung zu bringen.

Bei Lupinen bleibt die Mittellamelle längere Zeit intakt, während die Verdickungsschichten bereits gelöst sind. Nachträglich werden dann auch die Mittellamellen in Lösung gebracht.

Die Membranen von Impatiens und Cyclamen verhalten sich übereinstimmend. Das Amyloid wird aus den Membranen früher herausgelöst als die Grundsubstanz. Es bildet sich während der Lösung eine Randzone, die auf Jodzusatz keine Blaufärbung mehr zeigt. Später wird diese hyaline Grundsubstanz ebenfalls in Lösung gebracht. Der ganze Lösungsprozeß geht bei Cyclamen und Impatiens langsam vor sich.

15. Trichothecium roseum. Sacc.

Bei der Isolierung des Cladosporium herbarum bekam ich gleichzeitig auf meinen Kulturen einen Pilz, der schön rosa gefärbte Watten bildete und später zur Bildung der sichelförmig gekrümmten Conidien schritt. Mycel und Conidien stimmen gut mit den Angaben über Trichothecium roseum überein und der rosarote Farbstoff, den das Mycel bildet, bestätigt diese Bestimmung.

In den Kulturen auf verschiedenen Hemizellulosen gab er folgende Resultate:

Leinfasern	−	Mit Zucker Entwicklung gut
Baumwolle	−	
Molinia	+ +	Ohne Zucker Entwicklung sehr üppig
Lupinus hirsutus	+ + +	
„ albus	+ +	
Phoenix dactylifera	+ +	
Ruscus aculeatus	+	Ohne Zucker Entwicklung gut
Impatiens balsamina	+	
Cyclamen europaeum	+	

Der Pilz zerstört die echten Zellulosen nicht. Dagegen werden die Hemizellulosen recht intensiv durch den Pilz in Lösung gebracht. Alle von den gewählten Materialien werden mehr oder weniger gelöst. Am besten und raschesten ging die Lösung bei Molinia und Lupinus, während bei Impatiens und Cyclamen dieser Prozeß nur sehr langsam verläuft. Bei Molinia schmilzt die Verdickungsschicht ab bis auf die Mittellamelle, die selbst nicht von dem Pilz angegriffen wird. In den Lupinen werden alle Zellwände unter Verquellung gelöst. Die Mittellamellen widerstehen der Lösung etwas länger; sie werden aber in späteren Stadien ebenfalls gelöst. Phönix- und Ruscus-Endosperm zeigen reine Abschmelzungsfiguren. Es bilden sich Corrosionsstacheln; die Mittellamellen werden mit den Verdickungsschichten gleichzeitig gelöst. Nur selten findet man Stellen, wo sie etwas früher als die Verdickungsschichten in Lösung gehen.

Bei Impatiens werden durch den Pilz die Mittellamellen zuerst gelöst; die einzelnen Zellen trennen sich und dann schmelzen die Verdickungsschichten der Wandungen ab. Macht man in solchen Stadien die Jodreaktion auf Amyloid, so findet man in der Flüssigkeit eine Unmasse sehr kleiner Körnchen, die sich mit Jod blau färben, wie das Amyloid der Membran. Bei Bewegungen der Flüssigkeit kann man auch sehen, daß einzelne dieser Körnchen sich von der Membran loslösen. Das Trichothecium zeigt hier die gleiche Lösungserscheinung wie Mucor globosus F.

Ich muß annehmen, daß diese Pilze die Grundsubstanz, die mit Jod nicht blau wird, leicht lösen, während das Amyloid nicht oder viel schwerer von diesen Pilzen in Lösung gebracht wird.

16. Colletotrichum Lindemuthianum (Sacc). P. Magnus.

Dieser Pilz bildet auf Bohnen eine bekannte und weit verbreitete Zersetzungserscheinung in den halbgewachsenen Hülsen und Samen. Auch auf abgestorbenen Stengeln und Hülsen wuchert er bei genügender Feuchtigkeit lebhaft. Er läßt sich leicht auf Gelatineplatten kultivieren und bildet dort eine schwach gelbliche schleimige Kruste. Die Gelatine

wird durch ihn verflüssigt. Auf den verschiedenen Materialien zeigt er folgende Lösungserscheinungen:

Leinfasern	−	Mit Zucker Entwicklung gut
Baumwolle	−	
Molinia	+	Ohne Zucker Entwicklung gut
Lupinus hirsutus . . .	+++	Ohne Zucker Entwicklung üppig
„ albus . . .	+++	
Phoenix dactylifera . .	−	Ohne Zucker Entwicklung gut
Ruscus aculeatus . . .	−	
Impatiens balsamina .	+	
Cyclamen europaeum .	+	

Der Pilz zeigt ein auffallend starkes Lösungsvermögen für die Lupinenhemizellulose. Bereits nach 2 Tagen war das gesamte Material aus dem Cotyledonargewebe gelöst. Die Mittellamellen widerstehen der Lösung am längsten; sie werden aber ebenfalls in Lösung gebracht. Demgegenüber ist die Lösung bei Molinia und Impatiens langsam. Bei Molinia findet ein langsames Abschmelzen der Verdickungsleisten statt ohne Quellen. Die Mittellamelle bleibt nur ungelöst zurück.

In dem Gewebe der Cotyledonen von Impatiens geht die Lösung nur langsam vor. Sowohl das Amyloid wie die Grundsubstanz wird vom Pilz gelöst. Es findet ein Abschmelzen der Membranen statt.

Das Verhalten der Pilze auf lebenden und toten Pflanzenteilen.

Die untersuchten Pilze sind in der Natur teils auf lebenden, teils auf toten Pflanzenteilen zu finden. Ihre Lebensweise und ihre Ernährung auf solchen Substraten ist in hohem Maße abhängig von der Fähigkeit, die festen Bestandteile des Pflanzengerüstes zu lösen und die Abbauprodukte für die eigene Ernährung zu verwerten. Es treten deshalb zwei verschiedene Kategorien von Erscheinungen in Wechselwirkung: die Lösungsfähigkeit der Pilze für die einzelnen festen Bestandteile und der Nährwert der Abbauprodukte. Freilich muß betont werden. daß damit die Analyse der Erscheinungen an parasitären und saprophytisch lebenden Pilzen keineswegs erschöpft ist, sondern daß noch eine große Reihe weiterer Lebensbedingungen damit verknüpft ist. Ich erinnere nur an die Ablenkung der Pilzfäden durch Sauerstoff. Wasser oder andere Substanzen; an die Abtötungserscheinungen der Zellen des Wirtes, an die Reaktionserscheinungen der Wirtpflanze usw.

Für unsere Untersuchung handelt es sich lediglich um die Frage, ob die Lösungserscheinungen der Pflanzenmembranen, die bei dem Wachstum dieser Pilze beobachtet wurden, sich aus den beobachteten Erscheinungen des Lösungsvermögens für bestimmte Hemizellulosen erklären

lassen, oder ob das Verhalten dieser Pilze in den lebenden und toten Pflanzenteilen erlaubt andere Schlüsse zu ziehen, bezüglich der Zusammensetzung der Pflanzenmembranen.

Diese Fragestellung bringt uns auf das schwierige Gebiet der Zusammensetzung der Pflanzenmembranen. Während man früher eine einheitliche Zusammensetzung der Membransubstanz aus Zellulosen annahm, ist man durch die Ergebnisse der chemischen Untersuchungen gezwungen anzunehmen, daß in den selteneren Fällen reine Zellulose vorliegt, sondern in den weitaus meisten Fällen neben den echten Zellulosen auch noch Hemizellulosen vorkommen. In den einen Membranen sind mehr, in den andern weniger Hemizellulosen vertreten. Je nach ihrer Zusammensetzung wird sich eine Membran gegen einen Pilz verschieden verhalten und von ihm verschieden angegriffen werden. Es ist von vornherein zu erwarten, daß auch die Lamellen, die von andern durch stoffliche Verschiedenheit sich auszeichnen, auch gegen die Pilze sich ungleich verhalten werden. In dieser Beziehung ist die „Mittellamelle" besonders interessant; denn, wie bereits erwähnt, wird sie von vielen Pilzen zerstört. Nach ihrer chemischen Zusammensetzung soll sie aus Pektin oder verwandten Körpern des Pektins zusammengesetzt sein, wie besonders Magnin und seine Schüler hervorheben. Was ist nun aber dieses Pektin der Mittellamellen in chemischer Beziehung? Die Magninschen Untersuchungen geben uns darüber keine befriedigende Antwort.

Nach zahlreichen Untersuchungen komme ich zu der Überzeugung, daß diese Mittellamellen sich zwar verschieden verhalten, in den meisten Fällen aber aus Hemizellulosen oder ihnen sehr nahestehenden Substanzen bestehen; d. h. daß die Hemizellulosen den größten Teil ihrer Substanz ausmachen[1]). Es ist hier nicht der Ort, alle die Beweise, die für diese Auffassung der Mittellamellen sprechen, näher zu erörtern, dagegen will ich hervorheben, daß besonders das Lösungsvermögen der Pilze für Hemizellulosen zugunsten dieser Ansicht spricht und das Verständnis für die Lebensweise der parasitären Pilze dadurch wesentlich besser wird.

Da aber die Pilze in ihrem Lösungsvermögen für Hemizellulosen spezialisiert sind, so steht zu erwarten, daß nur in denjenigen Pflanzen, wo die entsprechende Hemizellulose sich vorfindet, der Pilz eindringen kann. Darauf beruht gewiß ein Teil der Auswahl, der von den Parasiten unter den Pflanzen getroffen wird.

---

1) F. Reinitzer, Über das zellwandlösende Enzym der Gerste. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1897, Bd. XXIII, pag. 194, zählt die Substanz der Mittellamellen der Kartoffel und anderer Pflanzen zu den Hemizellulosen.

Botrytis vulgaris und cinerea.

Diese Pilze sind wiederholt Gegenstand eingehender Studien bezüglich ihrer pathologisch-anatomischen Veränderungen der Wirtpflanzen gewesen und gehören zu den am besten bekannten Parasiten nach ihrem biologischen Verhalten. Freilich muß betont werden, daß die Artabgrenzung in dieser Pilzgruppe noch unsicher ist. Die beiden von mir untersuchten Botrytisformen gehören sicher zwei verschiedenen Spezies an, trotzdem sie von einzelnen Autoren als zusammengehörig betrachtet werden. Ihre Fähigkeit, verschiedene Hemizellulosen aufzulösen, spricht auch für diese Auffassung. Ebenso ist es wahrscheinlich, daß die Botrytis, die Marshall Ward[1]) untersuchte, verschieden ist von den beiden von mir geprüften Arten. Dagegen halte ich die von Nordhausen[2]) und Myioshi[3]) untersuchte Botrytis, von Fuchsien und Bohne herstammend, für die gleiche Spezies, wie die meine von Geranien isolierte Art.

Trotz verschiedener Artzugehörigkeit kennzeichnen eine Reihe gemeinsamer Züge das pathologische Bild der Botrytiserkrankungen. Neben dem Abtöten der Zellen der Wirtpflanze durch Giftausscheidung bevor der Pilzfaden in das Gewebe eindringt, ist besonders die Durchbohrung der Oberhaut in bestimmtem Alter der Pflanze und an bestimmten Orten charakteristisch. Büsgen[4]), J. Behrens[5]) M. Ward[1]), Myioshi[3]) und Nordhausen[2]) heben die Tatsache hervor, daß der Keimschlauch der Botrytissporen dort in das Gewebe des Wirtes eindringt, wo eine Querwand an die äußere Epidermiswand stößt. Als Ursache dieser Erscheinung vermutet Büsgen, daß an dieser Stelle irgend ein Stoff aus dem Inneren des Wirtes diffundiert und die Keimschläuche an diese Stelle lenke. Auch Myioshi neigt zu dieser Ansicht, während Nordhausen noch andere Momente, wie Oberflächenspannungen vermutet. Die richtige Erklärung wird durch das Verhalten des Pilzes gegen Hemizellulosen gegeben. Unsere Versuchsreihe zeigt, daß der Pilz nicht vermag, echte Zellulose zu lösen, wohl hingegen

---

1) M. Ward, A lily disease. Ann. of Bot. 1888, Vol. II.

2) M. Nordhausen, Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze. Jahrb. f. wiss. Botanik 1899, Bd. XXXIII.

3) M. Myioshi, Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, Bd. XXVIII.

4) Büsgen, Über einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Bot. Ztg. 1893.

5) J. Behrens, Phytopathologische Notizen I. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 1895.

die Hemizellulosen vom Typus der Molinia, Lupinus und Impatiens. Besteht nun die Mittellamelle in der Hauptsache aus Hemizellulosen, wie ich bereits hervorhob, die Verdickungsschichten ihrer Zellmembran aber aus Zellulose, so wird der Pilz nur dort anzugreifen vermögen, wo er mit seinen Fermenten die Hemizellulosen auflösen kann. In der Epidermis der Pflanzen ist im jugendlichen Alter die Cuticula schwach, die Mittellamelle stößt an der Zellgrenze nach außen. Es ist damit die Zellgrenze auf der Oberfläche eines Blattes oder Stengels der einzige Ort, wo der Pilz Hemizellulosen vorfindet und somit durch Lösung der Substanz sich Eintritt in die Pflanze verschaffen kann. Hat der Pilz durch Lösung der Mittellamelle sich auch nur eine kleine Öffnung gemacht, so genügt der Druck der Pilzhyphe, um diese Bahn zu erweitern und die angrenzenden Wände beiseite zu stoßen. Es hat ja Myioshi[1]) gezeigt, daß bei Botrytis dieser Druck gar nicht so gering ist und daß auch Körper wie Goldblättchen, die jedenfalls vom Pilz nicht angegriffen werden, von den Pilzfäden bei geeigneter Versuchsanstellung einfach durchstoßen werden. In der Tat zeigt denn das mikroskopische Bild einer solchen Stelle, wo ein Botrytisfaden die Oberhaut durchbohrt, nur das Verschwinden der Mittellamelle, die Verdickungsschichten der angrenzenden Zellen sind an dieser Stelle gleich dick geblieben und somit rein passiv beiseite geschoben worden.

Nun verhält sich weiter die junge noch wachsende Epidermis verschieden von älteren Stadien. Botrytis cinerea dringt in junge Epidermis leicht ein, während sie vielfach alte Epidermispartien der gleichen Pflanze nicht mehr zu durchbohren vermag. Die Ursache dieser Erscheinung liegt, wie de Bary, Nordhausen und andere hervorgehoben haben, in der stärkeren Cuticularisierung der Außenwand der Epidermis, die mit dem Alter eintritt. Nicht allein die Cellulosemembran unterliegt diesem Prozeß, sondern auch in die Mittellamellen werden, wo diese an die Oberfläche grenzen, die der Cuticularisierung eigenen Stoffe eingelagert. So lange die Cuticularisierung nur schwach und wenig entwickelt ist, so vermag der Pilz einzudringen; die Fermente vermögen durch die schwache Cuticula hindurchzutreten und so dem Pilzfaden die Bahn zu brechen. Ist die Cuticularisierung stark und die Schicht mächtig, so hindert diese Schicht entschieden das Vordringen des Fermentes und die mechanische Durchbrechung durch den Pilzfaden. Ich halte wie Myioshi und Nordhausen das mechanische Hindernis für das größere.

1) Myioshi, l. c. pag. 282.

Neben dem Eindringen der Pilzfäden an den Suturlinien der Epidermis kommt es allerdings nur an jungen Pflanzenteilen verhältnismäßig selten vor, daß auch die Epidermis an andern Stellen durchbrochen wird. Zwei Fälle sind hier denkbar. Entweder ist diese Eingangspforte eine kleine Pore, die ja auch in der Epidermis verschiedener Pflanzen beobachtet wurden, oder aber die junge Wand besteht aus einer Zellulose, die noch ansehnliche Mengen Hemizellulose eingelagert enthält. Meine Versuche haben denn auch dargetan, daß Botrytis cinerea die Hemizellulose auch aus einer Membran herauszulösen vermag, wo noch echte Zellulose neben der Hemizellulose vertreten ist. Was aber in dem Kulturversuch auf toten Membranen sich zeigt, kann gewiß auch eintreten bei der Infektion einer lebenden Pflanze. Daß aber häufig bei den Pflanzen die jungen Membranen fast aller Gewebe noch Hemizellulosen enthalten, habe ich für einzelne Fälle anderorts dargetan. Kommt ein Botrytiskeimschlauch auf eine solche Membran, so löst er die Hemizellulose heraus, die Membran wird an dieser Stelle locker und der Druck des Keimschlauches genügt, um sie zu durchbrechen.

Dünne Korkpartien werden von der Botrytis ebenfalls durchbrochen. Hier zeigte mir die Beobachtung, daß der Pilz immer den Mittellamellen entlang sich den Weg bahnt und die übrigen Partien der Zellmenbran auf die Seite drückt. Der Vorgang ist ganz analog dem Durchbrechen der Epidermis an den Suturlinien. Auch hier im Korkgewebe beruht diese Eigenschaft des Pilzes auf dem Lösungsvermögen für Hemizellulosen, die ja auch in der Mittellamelle enthalten sind.

Noch auffälliger als bei dem Durchbrechen von Epidermis und Kork tritt dieses Lösungsvermögen der Botrytis für die Mittellamellen bei der Wucherung in parenchymatischen Geweben hervor. De Bary, Marshall Ward, Nordhausen heben besonders hervor, daß durch die Wirkung der Botrytis die einzelnen Zellen der Gewebe getrennt werden, indem die Mittellamellen in Lösung gehen. De Bary hat das Ferment vom Pilz getrennt untersucht und die gleiche Wirkung erhalten. Diese Lösung der Mittellamellen ist aber nichts anderes als die Auflösung einer Hemizellulose, aus welcher die Mittellamelle zur Hauptsache besteht. Die Verdickungsschichten der Zellmembranen bleiben ungelöst zurück.

Neben dem Wachstum der Botrytismycelien zwischen den Zellen findet man aber zahlreiche Fäden, die in die abgestorbenen Zellen hineingewachsen sind und von Zelle zu Zelle gehen. Sind die betreffenden Zellen mit ansehnlich verdickten Wänden versehen, so be-

merkt man stets, daß die Mycelien die Poren als Durchgangspforten benutzen. Auch Myioshi[1]) ist diese Tatsache in seinem Kulturversuch mit injizierten Koniferenholz anfgefallen. Ich fand das gleiche Verhalten im verdickten Parenchym eines Geraniumstengels, ferner bei einer Botrytis auf einem Bohnenstengel. Die Erklärung für dieses Verhalten ist leicht zu geben. In der Pore besteht die trennende Membran fast ganz nur aus der Mittellamelle. Der Pilz vermag diese Schicht entweder völlig zu lösen oder den größten Teil der Substanz herauszunehmen. so daß nur ein sehr kleiner Druck notwendig ist, um dieses stark gelockerte Häutchen dann zu durchbrechen. In dem dünnwandigen Parenchym, wo Poren nicht zu sehen sind. dürfte dieser letztere Prozeß genügen, um den Pilzfaden den Durchtritt von Zelle zu Zelle zu ermöglichen und man ist keineswegs gezwungen anzunehmen, daß der Pilz die echte Zellulose auflöst. Es hat Myioshi und besonders (. v. Istvanffy[2]) darauf aufmerksam gemacht, daß dort, wo der Pilzfaden gezwungen wird einen Druck auszuüben, um die Membran des Wirtes zu durchbrechen, es zur Bildung einer kleinen Verbreiterung des Fadens oder gar zur Bildung eines Haftorganes schreitet, während dieses unterbleibt, wenn der Pilz einzig durch Lösung der Membran ohne besondere Druckleistung durchtritt. In diesen Durchbrechungen dünner Parenchymwände wie außen an der Epidermis sind nun solche Mycelverbreiterung oder Haftorgane fast regelmäßig zu finden. Ich schließe daraus, daß der vom Pilzfaden ausgeübte Druck auf die durch das Enzym gelockerte Membran immerhin noch eine nicht zu unterschätzende Rolle spielt.

Wenn der Pilz erstarkt ist und zur Bildung der Conidienträger schreitet, so wird an einer Stelle die Mittellamelle der Querwände in der Epidermis gelöst und es durchbricht der Pilzfaden dann die Oberhaut des Wirtes.

Während der ganzen Entwicklung der Botrytis konnte ich in dem Verhalten der Wirtspflanzen nirgends Anhaltspunkte dafür finden, daß der Pilz echte Zellulosen aufzulösen vermag. Dagegen beweist gerade die Lösung der Mittellamelle das Lösungsvermögen des Pilzes für die Hemizellulosen, die in den Pflanzengeweben enthalten sind. Umgekehrt zeigt die verbreitete Erscheinung. daß die sekundären Verdickungsschichten der Zellen des Parenchyms, des Bastes, Holzteiles und der

---

1) M. Myioshi, l. c. pag. 277.

2) G. v. Istvauffy, Etudes microbiologiques et mycologiques sur le Rotgris de la vigne Annals de l'Institut central ampelologique Hongrois 1905, Tome III.

Gefäßbündel nicht angegriffen werden, schon die Unfähigkeit des Pilzes echte Zellulosen in Lösung zu bringen.

Von Sklerotinia Libertiana hat Kissling[1]) ein Übertragungsversuch unternommen. Sein Resultat, daß diese Botrytis sich auf eine große Anzahl von Pflanzen übertragen läßt, kann ich bestätigen. In meinem Versuche ließ sich diese Botrytis von dem Geraniumstengel übertragen auf Pelargonium (Stengel), Fuchsia (Stengel), Vicia Faba (Stengel), Phaseolus vulgaris (Stengel und Same), Daucus Carota (Wurzel), Beta vulgaris (Wurzel), Brassica Napus (Kohlrüben), Brasica rapa (Wasserrüben), Helianthus annuus (Blütenköpfe), Linnum (Stengel).

Im Gegensatz dazu zeigt die Botrytis cinerea, die zu Sklerotinia Fuckeliana de By gehört, ein anderes Verhalten. Sie ist weit mehr auf bestimmte Nährpflanzen beschränkt. Von den Traubenbeeren ließ sie sich übertragen auf Quittenfrüchte. Auf Stengeln von Fuchsia und Pelargonium vermochte sie nicht in die lebende Pflanze einzudringen, dagegen zeigt sie auf vorher getöteten und verletzten Stengeln ein schwaches Wachstum. Diese Eigenschaften stehen im Einklang mit den Befunden über die Lösung von Hemizellulosen.

Botrytis cinerea erweist sich als ein Vertreter mit weiter gehender Spezialisierung in der Lösung von Hemizellulosen als Botrytis vulgaris. Dementsprechend ist Botrytis cinerea auf eine geringere Anzahl von Wirtpflanzen angewiesen als Botrytis vulgaris, welche die verschiedensten Hemizellulosen zu lösen vermag.

Sklerotinia fructigena und cinerea.

Auf unserem Kern- und Steinobst sind diese beiden Vertreter außerordentlich häufig und verursachen die häufigste Form der Obstfäulnis. Wie Zschokke[2]) gezeigt hat, dringt der Pilz nicht durch die intakte Obsthaut der Früchte ein, sondern benutzt dazu immer kleine Verwundungen. Ihre Mycelien wachsen immer zwischen den Zellen. Nach J. Behrens[3]) sollen diese Pilze die Mittellamelle nur spalten, sie nicht lösen. Damit hänge es zusammen, daß das faule Fruchtfleisch der Äpfel und Birnen nicht weich wird, sondern eine derbe Konsistenz annehme und beim Sieden nicht zerfalle, wie ein gesunder Apfel. Dieser Ansicht kann ich nicht folgen. Nimmt man als Untersuchungsobjekt

1) Kißling, Zur Biologie der Botrytis cinerea. Hedwigia 1889.

2) A. Zschokke, Über den Bau der Haut und die Ursachen der verschiedenen Haltbarkeit unserer Kernobstfrüchte. Landw. Jahrbuch d. Schweiz 1897.

3) J. Behrens, Beiträge zur Kenntnis der Obstfäulnis. Zentralblatt für Bakteriologie usw. 1898, II. Teil.

eine Mostbirne, deren Zellwände etwas dicker sind als bei einer Butterbirne, so läßt sich auch unschwer konstatieren, daß die Hyphenspitze die Mittelamelle nicht allein spaltet, sondern daß diese Schicht durch den Pilz gelöst wird. Freilich geschieht diese Lösung nur in unmittelbarer Nähe der Fadenspitze und schon in einiger Entfernung von der Hyphe bleiben die Zellen im Zusammenhang. Kocht man ein solches Gewebe, das im ersten Stadium der Myceldurchwucherung sich befindet, so wird das Fruchtfleisch weder derber noch weniger fest als das gesunde Gewebe der gleichen Frucht. Unter der Oberhaut bildet sich aber bald ein dichtes Hyphengeflecht, dieses wird dann aber zum Bindemittel, das die einzelnen Zellen zusammenhält und beim Kochen der Frucht wird diese Schicht hart.

Die gleichen Obstsorten verhalten sich übrigens etwas verschieden. Bei nicht ganz ausgewachsenen Früchten, besonders von zarten Birnen- und Äpfelsorten kommt es im Inneren manchmal zur völligen Trennung der einzelnen Zellen. Besonders in der Umgebung des Kernhauses findet sich ein breiiger Zerfall der Gewebe. Auch bei der Aprikose fand ich den breiigen Zerfall der Gewebe bei jugendlicher Erkrankung der Frucht durch Sklerotinia fructigena. Bei Pflaumen und Zwetschen hingegen habe ich diesen Gewebezerfall nicht gefunden. Die derben kleinfrüchtigen Mostbirnen zeigen bei der Sklerotiniaerkrankung keinen Zerfall der Gewebe in die einzelnen Zellen. Die Hyphen lösen bei diesen etwas dickeren Zellwandungen des Grundparenchyms nur in ihrer unmittelbaren Nähe die Wandsubstanz auf, während die übrigen Partien intakt bleiben.

Neben diesen Befunden an Früchten ist aber nicht zu vergessen, daß diese Pilze auch gelegentlich die Stiele der Früchte und Blätter und selbst junge Zweige abtöten und in diesen die Conidienlager erzeugen. Es ist hier nicht nur das besonders heftige Auftreten dieser Erscheinung bei Sauerkirschen zu erwähnen, sondern auch bei Apfel, Birnen, Pflaumen und Aprikosen kann man sie, wenn auch in schwächerem Maße öfters beobachten. Die Pilzfäden verbreiten sich in diesen Organen vorzugsweise im Parenchym der Rinde. Sie dringen auch längs der Markstrahlen bis zum Cambium vor, verbreiten sich aber dort wie im Siebteil des Gefäßbündels wenig. In den meisten Fällen lösen die Hyphen die Interzellularsubstanz und verbreiten sich in den Interzellularen. Häufig bemerkt man, daß die Pilzfäden an den Poren in die Zellen eindringen und so auch von Zelle zu Zelle vordringen. Das ist besonders im Markstrahl und im Siebteil des Gefäßbündels der Fall. Dieses Verhalten zeigt nur, daß die Pilze die Hemizellulosen

aus den verschiedenen Partien der Zellwand herauslösen, die derberen Wandungen mit echter Zellulose aber intakt lassen.

Behrens führt weiter als Beweis für seine Ansicht einen Kulturversuch an, wonach der Pilz nicht fähig wäre, auf Pektin der roten Rübe zu wachsen und dieses zu lösen, während Penicillium glaucum und Mucor stolonifer diese Eigenschaft zukomme. Diese Angabe beweist nur die Spezialisation des Pilzes in seinem Lösungsvermögen für Hemizellulosen, was auch aus meinen Versuchen ersichtlich ist. Dieser engen Spezialisation auf nur wenige Körper ist jedenfalls das Vorkommen der Pilze auf verhältnismäßig wenig Pflanzenarten zuzuschreiben.

Außer auf Äpfeln und Birnen sind sie auf Quitten, Sorbus, Crataegus, Aronia, Cotoneasterfrüchten, Mispeln, Zwetschgen, Pflaumen, Süß- und Sauerkirschen, Pfirsich, also nur Vertreter der Pomaceen und Amygdalaceen, anzutreffen, seltener auf den Trauben, während ich ihn auf anderen süßen Früchten wie Stachelbeeren, Johannisbeeren, Heidelbeeren, Preisselbeeren, Hagebutten, Erdbeeren, Himbeeren nicht beobachten konnte. Ganz besonders auffallend ist, daß die Zerstörung der Triebe nur auf den Vertretern des Stein- und Kernobstes gefunden wurde. Es zeigt die Auswahl der Wirtpflanzen durch diese Pilze doch nur die Spezialisierung auf gemeinsame Merkmale in der Zusammensetzung dieser Pflanzengruppe, unter denen die Konstitution der Membranen eine wichtige Rolle spielen dürfte.

Die Lösung der Membranen durch Sklerotinia fructigena und cinerea ist ferner aus verschiedenen Figuren der Woroninschen Arbeit[1]) ersichtlich. Ich verweise auf Fig. 46 Taf. III und Fig. 75—80 Taf. V.

Penicillium glaucum.

Dieser allgemein verbreitete Pilz findet sich besonders auf zucker- und stärkehaltigen Materialien, wie verschimmeltem Brot, Ölkuchen, Obst usw. In den lebenden Pflanzen findet er sich hauptsächlich auf den süßen Früchten, wie Trauben, Birnen, Äpfel usw. und bewirkt die sogen. Grünfäule. Auch auf faulenden Stengeln, Blättern ist er bisweilen zu treffen. Wie Myioshi[2]) gezeigt hat, wird er hauptsächlich durch Zuckerarten angelockt. Er dringt in den weitaus meisten Fällen durch eine Wunde in den lebenden Pflanzenteil ein, so besonders am

1) M. Woronin, Über Sklerotinia cinerea und Sklerotinia fructigena. Memoires de l'acad. des sciences de St. Petersburg 1900, S. VIII, Bd. X, Nr. 5.

2) M. Myioshi, Über den Chemotropismus der Pilze. Botan. Zeitung 1894, pag. 23.

Obst. wie die Untersuchungen Zschokkes[1]) dargetan haben. Nur in ganz jungen Pflanzenteilen vermag er die Membran zu durchbohren und sich Eintritt in die Pflanzen zu verschaffen. Einen solchen Fall beobachtete ich an verschiedenen Primulaceenkeimlingen, die als junge Pflänzchen sehr leicht vom Penicillium befallen und von ihm abgetötet werden. In dem Gewebe dringt das Mycel hauptsächlich interzellular vor. Die Mittellamellen werden gelöst und die Zellen werden dadurch isoliert. Hier löst er nur diese Schicht, die zur Hauptsache aus Hemizellulosen besteht, die mehr aus echten Zellulosen zusammengesetzten Verdickungsschichten werden von dem Pilz völlig intakt gelassen.

In die Zellen dringt er wenig ein und wenn er es tut, so benutzt er dazu regelmäßig die Poren. Hier in der Pore braucht er nur die Mittellamelle zu durchbrechen, die ja aus einem Materiale sich zusammensetzt, das er zu lösen vermag. Myioshi hatte für seine Zwecke Holz mit Zucker injiziert und das Penicillium im Wachstum verfolgt. Es dringt nach seinen Angaben durch die Poren im Holz vorwärts und löst die Membranen nicht auf.

Aus den Ergebnissen der Untersuchung pathologischer Erscheinungen ergeben sich keine Anhaltspunkte für die Auflösung von echten Zellulosen, wie das früher angeführt wurde. J. Behrens[2]) ist durch einen Kulturversuch auf Fließpapier auch zum gleichen Resultate gelangt, wie ich durch meine Kulturversuche. Auch das angeführte Beispiel, wo das Penicillium bei Primulakeimlingen die Oberhaut durchbohrt, spricht keineswegs für die Lösung der Zellulose durch diesen Pilz. In diesem Jugendzustand ist die Oberhaut sehr zart und zur Hauptsache aus Hemizellulosen bestehend. Sie kann vom Pilz gelöst werden, besonders auch deshalb, weil die Primulaceen zu den amyloidhaltigen Pflanzen gehören. Sobald die Membranen derber sind vermag das Penicillium auch nicht mehr in die Keimpflanze einzudringen.

Penicillium glaucum vermag, wie Behrens gezeigt hat, Pektin das nach Magninscher Vorschrift aus Möhren dargestellt wurde, zu lösen. Diese Tatsache stimmt mit dem Lösungsvermögen für Hemizellulosen überein, denn durch Behandlung mit Säuren und nachheriger Extraktion mit verdünntem Ammoniak werden nur verwandte Körper der Hemizellulosen ausgezogen. Wenn die Zuckerarten, die bei der Hydrolyse aus dieser Substanz entstehen, bestimmt worden wären, so würde

1) A. Zschokke l. c. pag. 177.

2) J. Behrens, Beiträge zur Kenntnis der Obstfäulnis. Zentralblatt für Bakteriologie usw. 1896, II. Teil.

man sehen, daß sie mit den Abbauprodukten einer der erwähnten Hemizellulose übereinstimmen würde, die auch vom Penicillium gelöst werden.

Im weiteren hat J. Grüß [1]) gezeigt, daß Penicillium glaucum die Wandverdickungen des Dattelendospermes zu lösen vermag. Diese Angabe stimmt durchaus mit meinen Versuchen für das eine Penizillium überein und ich kann auch die Art des Abschmelzens der Wand verdickungen nur bestätigen.

In der Gattung Penicillium sind eine Reihe nahe verwandter Arten, die zum Typus der P. glaucum gehören und in den äußeren Erscheinungen der Conidienbildung diesem Pilz ähnlich sind. Mit Bezug auf das Lösungsvermögen für Hemizellulosen verhalten sie sich etwas verschieden, wie meine Versuche dargetan haben.

Auf solche Differenzen dürfte die Angabe von M. Ward [2]) zurückzuführen sein, wo er angibt, daß Penicillium glaucum ein holzzerstörender Pilz sei.

Rhizopus nigricans Ehrenbg.

Dieser Pilz verursacht auf Äpfeln, Birnen, Zwetschgen, Aprikosen, Tomaten meistens die Mucorfäulnis wie J. Behrens [3]) mit Recht hervorhebt. Außerdem ist er häufig auf faulenden toten Stengeln, auf verschimmeltem Brot zu finden. In der Sommertauröte des Leins spielt er die wichtigste Rolle für die Zersetzung des Parenchyms, in welches die Bastfasern eingelagert sind. Der Pilz wurde von Behrens auf seine Wirkungsweise genauer untersucht. In den Früchten dringt er durch die Wunden ins Innere der Gewebe. Dort löst er die Mittellamellen auf. nur in seltenen Fällen beobachtet man das Eindringen des Rhizopusmycels in die Zellumina. Es geschieht immer durch Poren. Es erweist sich der Pilz auch in den Geweben nur fähig die Hemizellulosen der Mittellamelle zu lösen; die echten Zellulosen werden intakt zurückgelassen.

Auch die Untersuchungen, die Behrens [4]) an Leinstengeln vorgenommen hat. geben ein gleiches Resultat. Der Pilz dringt durch die Spaltöffnungen sowie durch Verletzungen in das Parenchym des Stengels ein. Dort löst er die Mittellamellen der Parenchymzellen und trennt

1) J. Gruß, Beiträge zur Enzymologie. Festschrift f. Schwendener, 1899.

2) M. Ward, Penicillium as a Wood destroying fungus. Annals of Botany 1898, pag. 565.

3) J. Behrens l. c.

4) J. Behrens, Untersuchungen über die Gewinnung der Hanffasern durch natürliche Röstmethoden. Zentralbl. f. Bakteriologie 1902, II. Teil.

so die zarten Zellen des Parenchyms vom Bast und vom Holzkörper. Ganz zarte Wände des Parenchyms gehen auch fast vollständig in Lösung. Der Holzkörper des Leinstengels wird intakt gelassen.

Die Bastfasern werden durch die Auflösung der Mittellamellen getrennt in die einzelnen Bündel. Ebenso sieht man, daß auch einzelne Fasern isoliert werden. In den Fasern selbst konnte ich keine Lösung der Wandsubstanz nachweisen.

Versuche durch Infektion von Birnen und Tomaten mit Rhizopus nigricans bestätigten das von Behrens erhaltene Resultat. Das Mycel dringt hauptsächlich in den Interzellularen vor. Es löst die Interzellularsubstanz auf und dringt ganz selten in die Zellen ein.

Nectria cinnabarina Tode.

Dieser Pilz gehört zu den ausgesprochenen Wundparasiten unserer Laubbäume. Er bewirkt eine Holzzersetzung, die aber nur in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien des Holzes sich bemerkbar macht und auch nicht bei allen Holzarten sich zeigt. Bei Ulmen, Birken, Johannisbeeren ist die Holzzersetzung besonders hervortretend: die befallenen Zweige werden brüchig, wenn der Pilz in fortgeschrittener Entwicklung sich befindet. Bei Birnbaum, Buche tritt diese Erscheinung weniger hervor. Die Hauptmasse des Pilzmycels befindet sich aber immer in der Rinde und bewirkt dort eine Zerstörung der Membranen. Wie aus der Untersuchung von Mayr[1]) hervorgeht, wachsen die Pilzfäden hauptsächlich im Siebteil und im Cambium. Sie zerstören die Stärke in den Zellen, durchbrechen an den Poren die Membranen und lösen die Mittellamellen auf kürzere Strecken auf. Ein Zerfall des Gewebes in die einzelnen Zellen findet nicht statt. Dagegen kann man sehr wohl beobachten, daß einzelne Fäden in den Mittellamellen oft weiter wachsen und auf ihrem Wege die mit dem Pilzfaden in Berührung stehende Substanz gelöst haben. Auch bemerkt man, daß einzelne Fäden auch zwischen Bastgruppen in den Mittellamellen sich durchwinden. Die Bastfasern werden nicht gelöst. Die Mycelfäden dringen aber auch in den Holzkörper ein. Es ist auch unverkennbar, daß das Holz durch längere Einwirkung des Pilzes brüchig wird. An dünneren Zweigen der Birke und Hainbuche ist diese Erscheinung besonders auffallend. Während Mayr die Veränderung des Holzkörpers durch Nectria cinnabarina verneint, nimmt Brick[2]) eine solche Ver-

1) H. Mayr, Über den Parasitismus von Nectria cinnabarina Tode. Untersuchungen aus dem forstbotanischen Institut zu München 1883, Bd. III.

2) W. Brick, Über Nectria cinnabarina Tode. Arbeiten aus dem botan. Museum zu Hamburg 1892.

änderung an. Meine eigenen Untersuchungen haben ergeben, daß das Mycel unzweifelhaft aus dem Holzkörper Substanzen herausnimmt. Es ist vorab die Stärke und das Holzgummi, das vom Pilz gelöst wird. Dann beobachtet man, daß die Pilzfäden die unverholzte Innenlamelle der Libriformfasern angreifen. Diese besteht aber, wie ich anderorts gezeigt habe, zum größten Teil aus Hemizellulosen. Die Pilzfasern dringen durch die Poren von einer Zelle zur andern. Man beobachtet, daß die Mittellamelle bei dem Durchtritt von Zelle zu Zelle jedenfalls nur wenig von Pilzfäden angegriffen wird, denn die Pilzfäden folgen dieser Schicht nicht. Die verholzende Substanz wird nicht aus den Membranen herausgelöst. Auch bei sehr intensiver Einwirkung des Pilzes gab die Phloroglucinreaktion die gleichen Resultate wie im gesunden Holz.

Cladosporium herbarum Fr.

Auf Grashalmen, die am Boden in Zersetzung übergehen, ist dieser Pilz häufig zu treffen. Außerdem ist er besonders in nassen Jahren auf den Spelzen und oberen Halmteilen des Getreides zu finden, er geht auch auf das heranreifende Korn über und bewirkt die Schwärze des Getreides. In der Tauröte der Leinstengel spielt er eine bedeutende Rolle. Neben Rhizopus nigricans soll er nach Behrens[1]) den Röteprozeß der Leinstengel in der Sommertauröte hauptsächlich ausführen.

Seine Wachstumsverhältnisse habe ich am Weizen etwas genauer studiert. Die Hauptmasse des Mycels ist bei diesem Pilz außen zu finden. Durch Spaltöffnungen, kleine Verletzungen dringen die Mycelfäden in Halm und Spelzen ein. Er löst in diesen Organen die Mittellamellen auf. Das Mycel entwickelt sich interzellular und trennt die einzelnen Zellen aus dem Gewebeverband. Nur wenige Hyphen dringen in die Zellen ein und das geschieht immer durch die Poren. Bei starker Mycelentwicklung werden die getrennten Zellen zusammengedrückt und man kann dann die nichtgelösten Reste der Membranen wie Inseln zwischen den Fäden beobachten.

Die Bastfasern werden nicht gelöst, ebenso bleiben steinzellenartig verdickte Zellen intakt und zeigen noch die Holzreaktion mit Phloroglucin-Salzsäure. Aber auch in den schwach verholzten Partien findet eine Lösung der Mittellamellen, wenn auch viel weniger leicht, statt. In den stark verholzten Geweben hingegen unterbleibt diese Lösung.

1) J. Behrens, Über die Thauröte von Hanf und Flachs. Zentralbl. für Bakteriologie 1903, II. Teil.

Colletotrichum Lindemuthianum (Sacc.) P. Magnus.

Dieser Pilz ist ein schlimmer Parasit der Bohnen, der sich besonders auf den grünen Hülsen ansiedelt. Er erzeugt ovale eingesunkene Flecken von rostbrauner Farbe. Ist die Hülse noch saftig, so schreitet die Zerstörung rasch vorwärts. Der Pilz durchbohrt dabei die junge Epidermis, indem zuerst ein Appressorium gebildet wird, wie Frank[1]) feststellte. Zum Eindringen benutzt er die Suturlinien der Epidermis und löst die Mittellamelle auf. Im Innern verbreitet er sich vorwiegend in den Interzellularen und löst die Mittellamellen auf. Zahlreiche Hyphen dringen in die Zellen ein, wobei die Porenstellen an dickwandigen Zellen aufgesucht werden. Im ersten Stadium des Angriffes durch den Pilz wird das Gewebe locker und bekommt infolge der Isolierung der Zellen einen breiigen Charakter. Später wird es infolge des Wasserverlustes wieder derber. An den Stellen, wo sich die Conidienlager bilden, treten stärkere Mycelansammlungen auf. Die Cuticula und Epidermis wird zerrissen und teilweise beiseite geschoben; ferner werden die Epidermiszellen von der Cuticula getrennt. Das sind alles Erscheinungen, die mit der Lösung der Hemizellulosen zusammenhängen. Auch die Lostrennung der Cuticula, die bei zahlreichen Parasiten vorkommt, beruht auf der Lösung von Lamellen, die reich an leicht löslichen Zellulosen sind, indem die derbe Cuticula, aber auch die derbe Innenlamelle ungelöst bleiben.

Tritt der Pilz in den jungen Samen ein, so wiederholen sich die gleichen Erscheinungen. Längs der Suturlinien findet das Eindringen durch die Samenepidermis statt. Das Mycel wächst zuerst interzellular und trennt die einzelnen Zellen und später werden ihre Inhaltsstoffe aufgezehrt. Die echte Zellulose bleibt als ungelöster Rest zurück. Der Pilz zeigt sich nach dem pathologischen Bild nur befähigt, die Hemizellulose zu lösen.

Die Fermentfrage.

Die beobachteten Lösungserscheinungen der Pilze an den Hemizellulose haltigen Materialien führen notwendigerweise zu einer Betrachtung der Fermente, die diese Lösungen ausführen. Mit der Lösung der Substanz geht immer eine hydrolytische Spaltung Hand in Hand. die Hemizellulosen verschwinden und es entstehen daraus wohl Zuckerarten, die von den Pilzen aufgenommen und im eigenen Stoffwechsel verwendet werden. Man beobachtet dann auch regelmäßig in diesen

1) B. Frank, Über einige neue und weniger bekannte Pflanzenkrankheiten. Ber. d. D. Bot. Ges. 1883.

Kulturen, wo die Hemizellulosen gelöst werden, daß die Pilze gut wachsen und ihre Fäden mit Reservestoffen wie Glykogen und Eett füllen.

Die Enzyme müssen den Pilzen ausgeschieden werden, bevor sie auf die festen Hemizellulosen einwirken können. Mit der Guajacwasserstoffsuperoxydreaktion läßt sich dann auch leicht zeigen, daß Enzymausscheidungen stattfinden. Es ist besonders die Umgebung der Hyphenspitzen und der jüngeren Hyphen die eine intensive Blaufärbung geben.

Die Abbauprodukte von der Spaltung der Hemizellulosen konnte ich leider nicht nachweisen. Wenn man z. B. gemahlenes Lupinusmaterial, das man durch Extrahieren mit Wasser und Äther von Zucker und Fett befreit hat, nun mit einem Pilz versetzt, der energisch die Hemizellulose löst, so treten während des Wachstums des Pilzes keine reduzierenden Zucker auf, die man isolieren könnte. Die Kulturflüssigkeit, auch wenn sie erneuert wird, zeigt mit Fehlingscher Lösung immer nur Spuren reduzierender Zucker. Daraus schließe ich, daß der Pilz in diesem Falle, Botrytis vulgaris, das aus der Hemizellulose entstandene Material sofort aufgenommen und im eigenen Stoffwechsel verwertet hat. Ich habe den gleichen Versuch mit Sklerotinia fructigena und Rhizopus nigricans wiederholt, immer mit dem gleichen negativen Erfolg. Auch könnte man vermuten, daß der Abbau der Hemizellulosen nicht bis C_6 Zuckerarten erfolgt. Kocht man aber die von Hemizellulosen befreite Kulturflüssigkeit mit Säure, so zeigt sich nachher keine Vermehrung der Reaktion mit Fehlingsscher Lösung. Ich muß somit annehmen, daß auch keine komplizierteren Zucker sich während des Abbaues ansammeln.

Um diese Fragen der Fermentausscheidungen der Pilze und der Abbauprodukte bei ihrer Wirkung auf Hemizellulosen zu prüfen, müßte man mit Preßsäften, die aus fein zerriebenen Pilzen hergestellt werden, operieren. Dazu fehlen mir die Einrichtungen vollständig. Ich kann diese Fragen nur diskutieren, so weit sie aus den Pilzkulturen erschlossen werden können.

Die Frage der Lösung von Zellulosen durch Pilze ist wohl von R. Hartig[1]) zuerst eingehender geprüft worden. In seinen prächtigen Untersuchungen über „Die Zersetzungserscheinungen des Holzes" zeigt er, daß die Lösungserscheinungen die bei diesen Prozessen streng an

1) R. Hartig, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche. Berlin 1878

die Gegenwart von Pilzfäden gebunden sind. Im weiteren zeigt Hartig[1]), daß diese Prozesse der Auflösung der Holzzellen keineswegs einfacher Natur sind, sondern daß stufenweise verschiedene Substanzen aus dem Holz gelöst werden, bis schließlich die ganzen Membranen durch die Pilze aufgezehrt sind. Die Fermentfrage selbst ist von Hartig nicht angeschnitten worden. Diese Frage ist zuerst von de Bary[2]) an Hand der Botrytis vulgaris genauer untersucht worden. Er kommt zu dem Resultate, daß der Pilz ein besonderes Zellulose lösendes Ferment ausscheidet, das auch ohne die Gegenwart von Pilzhyphen die Wirkung ausübt. De Bary hat das Ferment durch Ausfällen mit Alkohol aus Lösungen in einer Form gewonnen und die Bedingungen seiner Wirksamkeit festgestellt. Ganz ähnlicher Natur sind die Untersuchungen von Marshall Ward[3]) an einer Botrytis, die auf Liliumarten vorkommt. Dieser Autor isolierte ebenfalls das Ferment und zeigte, daß seine Wirkung unabhängig von den Pilzhyphen eintritt. Es vermag die Zellwände ebenfalls aufzulösen.

Bei den Studien über die Thauröthe von Hanf und Flachs, ferner bei den Untersuchungen über die Obstfäulnis hat J. Behrens[4]) die Frage der Zelluloselösung durch Pilze ebenfalls experimentell geprüft. Er kommt dabei zum Resultate, daß Botrytis cinerea echte Zellulosen auflösen könne, während Mucor stolonifer, Penicillium glaucum das nicht tun.

Hingegen vermögen die beiden letzteren Pilze das Pektin, das aus roten Rüben und Leinpflanzen nach der Vorschrift von Magnin isoliert wurde, in Lösung zu bringen. Diese Eigenschaft soll der Sclerotinia fructigena abgehen.

Das sukzessive Herauslösen der verschiedenen Substanzen aus den Holzkörpern während der Zersetzungserscheinungen durch Pilze, hat Anlaß zum Aufsuchen von verschiedenen Fermenten gegeben. F. Czapek[5]) konnte vom Preßsaft von Merulius lacrymans feststellen, daß diese zuerst die inkrustierenden Substanzen des Holzes in Lösung

---

1) R. Hartig, Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche. Berlin 1878.

2) A. de Bary, Über einige Sklerotien und Sklerotinienkrankheiten. Bot. Zeitung 1886.

3) M. Ward, On a lily disease. Ann. of Bot. 1888.

4) J. Behrens, Beiträge zur Kenntnis der Obstfäulnis. Zentralblatt für Bakteriologie 1898, II. Teil.

5) F. Czapek, Zur Biologie der holzbewohnenden Pilze. Ber. d. D. Bot. Ges. 1899.

bringt. Er zeigt, daß diese Wirkung des Preßsaftes durch Erwärmen auf 100° verloren geht und schließt daraus auf ein Ferment, das er als „Hadromase" bezeichnet. Eine Zellulose lösende Wirkung des Preßsaftes von Merulius konnte Czapek nicht auffinden, trotzdem aus dem Verhalten des Pilzes während der Zersetzungserscheinungen des Holzes eine solche Wirkung bereits von Hartig[1]) festgestellt ist. Später hat A. H. R. Buller[2]) die Enzyme von Polyporus squamosus und Bourquelot und Hérissey[3]) diejenigen von Polyporus sulfureus untersucht. Im Preßsaft, der aus den Hüten dieser Pilze dargestellt wurde, gelang es beiden Forschern nicht, die Hadromase nachzuweisen und ebenso gelang die Lösung echter Zellulosen nicht. Aus den Zersetzungserscheinungen, die diese beiden Pilze in den Holzkörpern hervorrufen, geht aber mit Sicherheit hervor, daß sowohl die Herauslösung der inkrustierenden Substanzen und dann die Lösung der Zellulose stattfindet, wie beide Forscher mit Recht hervorheben. Auch Kohnstamm[4]) konnte im Preßsaft aus dem Fruchtkörper von Polyporus squamosus keine Zellulose lösendes und kein Lignin lösendes Enzym darstellen. Dagegen konnte Kohnstamm das Ergebnis von Czapek mit Meruliuspreßsaft, daß er die inkrustierende Substanz zu lösen vermag, bestätigen. Dieser Meruliuspreßsaft löst die Membranen der Blättchen von Elodea canadensis und zeigte somit das Lösen von Zellulose. R. Buller[5]) fand im Preßsaft von Polyporus squamosus ein Ferment, das Pektin, nach Magninscher Vorschrift dargestellt, zu lösen vermag.

Die Lösung der Membranen des Gerstenendospermes durch diesen Preßsaft tritt ebenfalls ein. Er schließt daraus auf das Vorkommen von Pektose und Cytose. Bourquelot und Hérissey[6]) stellten fest, daß der Preßsaft von Polyporus sulfureus, auch die Substanz der Hornendosperme der Leguminosen löst. Das gleiche hat Hérissey[7]) früher für verschiedene Aspergillusarten gezeigt. Sie bezeichnen das Ferment

1) R. Hartig, Der echte Hausschwamm. 4. Aufl., 1902.

2) A. H. R. Buller, The enzymes of Polyporus squamosus. Annals of Bot. 1906.

3) Bourquelot et Hérissey, Les ferments solubles du Polyporus sulfureus. Bull. de la Soc. mycologique 1906.

4) Th. Kohnstamm, Amylolytische, glykosidspaltende, proteolytische und Zellulose lösende Fermente bei holzbewohnenden Pilzen. Beihefte zum Botan. Zentralbl. 1901.

5) R. Buller l. c.

6) Bourquelot et Hérissey l. c.

7) Hérissey, Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des Mannanes et des Galaktanes par la seminase Revue générale de bot. 1903.

nach ihren früheren Untersuchungen an keimenden Leguminosensamen als Seminase.

J. Grüß[1]) hat das Verhalten von Penicillium glaucum zu der Reservezellulose von Phoenix dactylifera und Dracaena draco geprüft und eine Lösung gefunden. Diese Eigenschaft schreibt er einem diastatischen Ferment zu, das vom Pilz abgesondert wird. In seinen Studien über Ustilago Maydis findet Grüß[2]). daß dieser Pilz die verquollenen Wände des Traganth zu lösen vermag, dagegen erscheint die Lösung der Dattelreservezellulose durch Ustilago Maydis nicht einzutreten.

E. Schulze[3]) hat bei seiner Untersuchung über die Hemizellulose von Lupinus hirsutus gefunden, daß Taka-Diastase, die bekanntlich von Aspergillus oryzae herstammt, diese Hemizellulose zu lösen vermag. Das gleiche Resultat hat auch Newcombe[4]) mit Taka-Diastase bei Einwirkung auf andere Lupinensamen erhalten.

Um eine echte Zelluloselösung dürfte es sich in den Versuchen von O. Appel[5]) mit Fusarien handeln. Dasselbe zeigt, daß von Filtrirpapier nach sieben Wochen 48,25 % der Trockensubstanz von Fusarium vasinfectum aufgezehrt worden sind. Hier sind so große Quantitäten der Stoffe des Filtrierpapiers durch den Pilz in Lösung gebracht worden. daß es sich wohl nicht bloß um Lösung der oberflächlich veränderten Faserschichten handelt. Der gleiche Autor betont gleichzeitig, daß durchaus nicht alle Fusarien die Eigenschaft der Zelluloselösung besitzen, sondern andere Fusarien die Zellulose nicht anzugreifen vermögen.

Gelegentliche Beobachtungen über die Auflösung einzelner Membranteile durch Pilze finden sich in den meisten wichtigen Arbeiten pflanzenpathologischer Natur. Es kann aber nicht meine Aufgabe sein. auf diese näher einzutreten.

Die Frage der Zelluloselösung ist dann von den Bakteriologen an Hand der Bakterien genauer studiert worden[6]). Man unterscheidet

1) J. Grüß, Beiträge zur Enzymologie. Festschrift f. Schwendener, 1902.

2) J. Grüß, Biologische Erscheinungen bei der Kultivierung von Ustilago Maydis. Ber. d. D. Bot. Ges. 1902.

3) E. Schulze und N. Castoro, Beiträge zur Kenntnis der Hemizellulosen. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1902, Bd. XXXVII.

4) Newcombe, Cellulose-Enzymes. Ann. of Botany 1899.

5) O. Appel, Beiträge zur Kenntnis der Fusarien und der von ihnen hervorgerufenen Pflanzenkrankheiten. Arbeit. a. d. kais. biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft 1906, Bd. V, Heft 4.

6) Die weitschichtige Literatur in der Bakteriologie über die Frage der Zelluloselösung kann hier nicht diskutiert werden, indem an anderen Orten, so u. Lafar, Technische Mykologie, sich darüber Literaturzusammenstellungen vorfinden

dort zwei verschiedene Lösungserscheinungen: 1. die Pektinvergährer und 2. die Zellulosevergährer. Zu den Pektinvergährern rechnet man diejenigen Bakterien, welche die Mittellamelle auflösen, die Zellulose aber intakt lassen. Dahin gehören z. B. Bacillus amylobacter von Tieghem, der eine Kartoffelfäulnis verursacht und bei den Zersetzungserscheinungen toter Stengel häufig zu treffen ist; der Bacillus asterosporus Arthur Meyer, der auch in toten Stengeln die Mittellamellen lösen soll und sicher ist das Plectridium pectinovorum von Störmer ein Hemizellulosevergährer. Auch die Urheber der Schwarzbeinigkeit der Kartoffel, Bacillus caulivorus und verwandte, zeigen eine ausgesprochene Fähigkeit, die Mittellamellen zu lösen, die Zellwände selbst aber intakt zu lassen[1]). Es handelt sich hier sicher um Hemizellulose lösende Bakterien. Bei genauer Durchprüfung dürften die sogen. Pektinvergährer unter den Bakterien sich wohl sämtlich als Hemizellulose lösende Bakterien entpuppen. Die Eigenschaft, nur die Mittellamellen in Lösung zu bringen, ist eben nur ein spezieller Fall von der viel allgemeiner verbreiteten Eigenschaft der Lösung der Hemizellulosen. In der Lösung der Hemizellulosen werden die Bakterien wie die Pilze spezialisiert sein.

Als echte Zellulosevergährer sind bis jetzt unter den Bakterien nur die von Omeliansky[2]) beschriebenen Stäbchen erkannt. Es ist aber wahrscheinlich, daß auch weitere Bakterien diese Eigenschaft besitzen. Jedenfalls dürfte es sich empfehlen, strenger als bisher die Verhältnisse bei verschiedenen Zellulosen zu unterscheiden.

Bei der Keimung der Hemizellulose haltigen Samen werden die Wandverdickungen gelöst. Die Lösung selbst geschieht durch Ausscheidung von Fermenten, wie die Abschmelzungsfiguren während der Lösung deutlich zeigen und wie durch Grüß[3]) besonders mit der Guajacwasserstoffsuperoxydreaktion dargetan wurde. Es haben Brown und Morris[4]) für das Enzym, das bei der keimenden Gerste die Membranen löst, die Bezeichnung „Cytase“ vorgeschlagen, weil diese Forscher glauben gezeigt zu haben, daß die Cytase verschieden sei von

1) O. Appel, Schwarzbeinigkeit und Knollenfäule der Kartoffel. Arb. a. d. kais. biol. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft, Bd. III, Heft 4.

2) W. Omeliansky, Zentralbl. f. Bakteriol. 1902 u. 1903.

3) J. Grüß, Über die Einwirkung der Diastase-Fermente auf Reservezellulose. Ber. d. D. Bot. Ges. 1894.

4) Brown und Morris, Researches on the germination of some of the Gramineae. Journal of the Chemical Society 1890.

der Diastase, die Stärke in Lösung bringt. Dem hat besonders Reinitzer[1]) widersprochen, der glaubt, daß bei der Lösung von Hemizellulosen nur Diastase wirke. Grüß[2]) nimmt insofern eine etwas abweichende Stellung ein, als er annimmt, daß zwar nur Diastase die Hemizellulosen löse, daß es sich aber bei verschiedenen Pflanzen um verschieden wirksame Diastasen handle. Dagegen nehmen Bourquelot und Hérissey[4]) bei den keimenden Leguminosensamen mit Schleimendospermen ein von der Diastase verschiedenes Ferment an, das die Hemizellulosen in Lösung bringt, und bezeichnen es als Seminase. Auch Newcombe[3]) kommt zum Resultat, daß das Zellwand lösende Ferment der Cytase verschieden von der Diastase ist, bei Lupinen, Datteln und Gerste aber identisch sein soll.

Für das Ferment, das bei Ceratonia siliqua die Wände des Schleimendosperms löst, nimmt Effront[4]) ein besonderes Ferment an und bezeichnet es als „Caroubinase".

Wie aus dieser kurzen Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten ersichtlich ist, herrscht keineswegs eine einheitliche Vorstellung von den Fermenten, welche Zellulose, Hemizellulose und Stärke lösen. Die Schwierigkeiten in der Darstellung der Fermente, besonders aber die Tatsache, daß eine Reihe verschiedener Fermente stets neben einander vorkommen, bewirken, daß bei den verschiedenen Experimentatoren ungleiche Resultate erhalten werden. Je nach den Versuchsbedingungen kommt in einem Gemenge von verschiedenen Fermenten das eine oder andere besser zur Wirkung und vorläufig besitzen wir noch keine Mittel, um verschiedene Fermente aus Gemengen zu trennen. Czapek[5]) bringt darum in seiner „Biochemie der Pflanzen" diese Fermente in folgende Gruppen:

1. Zellulase, echte Zellulose spaltend;
2. Cytase oder Seminase, Reservezellulose spaltend;
3. Pektase, Pektin spaltend;

---

1) Reinitzer, Über das Zellwand lösende Enzym der Gerste. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1897, Bd. XXXIII.

2) Bourquelot et Hérissey, Sur les ferments solubles produits pendant la germination par les graines a albumen corné. Comptes Rendus de l'acad. Paris 1900; ferner Bourquelot et Hérissey, Sur l'individualité de la séminase. Compt. Rendus 1900 und Hérissey, Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des Mannanes et des Galaktanes par la séminase. Revue génér. de botanique 1903.

3) Newcombe, Cellulose Enzymes. Annales of Botany 1899.

4) J. Effront, Sur un nouvel enzyme hydrolitique la caroubinase. Compt. Rendus 1897.

5) F. Czapek, Biochemie der Pflanzen 1905, Bd. I, pag. 68.

4. Diastase oder Amylase. Stärke spaltend:
5. Glykogenase, Glykogen spaltend:
6. Hadromase, Lignin lösend.

Diese Fermente sind untereinander verschieden und üben nur die speziellen Wirkungen aus.

Unsere Versuche geben für die Fermentfrage auch einige Anhaltspunkte. Man kann allerdings gegen sie den Einwurf erheben, daß nur unter den gegebenen Bedingungen die Pilze dieses besondere Lösungsvermögen zeigen, daß vielleicht unter anderen Bedingungen die Pilze auch sich anders verhalten würden. Dieser Einwurf ist jedoch nicht berechtigt. Zum Teil sind die Resultate der experimentellen Untersuchung durch das pathologisch-anatomische Verhalten der Pilze bestätigt worden. Andererseits sind die Versuche unter genau den gleichen Bedingungen ausgeführt worden und es wäre nicht einzusehen, warum der eine Pilz unter diesen Verhältnissen die Substanz löst und ein nahe verwandter Pilz sie nicht lösen würde. Gewiß werden, wie Pfeffer und Katz gezeigt haben, auch die Zellulose lösenden Enzyme wie die Diastase durch Ansammlung der Spaltungsprodukte in der Bildung gehemmt. Wenn aber durch die Versuchsbedingungen dem Pilz keine oder nur ganz geringe Mengen löslicher Kohlenhydrate zur Verfügung stehen, so ist der Pilz gezwungen aus dem anderen Materiale den Zellulosen sich die Kohlenhydrate anzueignen. Kann er dieses nicht, so zeigt dieses Verhalten nur, daß ihm die Fähigkeit abgeht, die zur Ver-Verfügung stehende Zellulose zu lösen. Aus der Unfähigkeit eines Pilzes eine bestimmte Zellulose zu lösen. schließe ich deshalb, daß der Pilz, das zur Lösung notwendige Enzym nicht absondern kann und daß dieses Enzym verschieden sein muß von dem Enzym, das eine andere Hemizellulose in Lösung bringt. In einer Zusammenstellung bekommen wir folgendes Bild für das Lösungsvermögen der verschiedenen untersuchten Pilze:

(Tabelle siehe nächste Seite oben.)

Aus dieser Tabelle ist zunächst ersichtlich, daß keiner von den angeführten Pilzen vermochte, echte Zellulosen, wie sie in den Flachsfasern und der Baumwolle vorkommt, zu lösen. Da aber diese Eigenschaften sicher den Holz zerstörenden Pilzen, wie Trametes radiciperda, Polyporus borealis, sulfureus usw. zukommt und wahrscheinlich auch bei Humus bewohnenden Arten noch getroffen wird, so ist man berechtigt, ein besonderes Ferment anzunehmen, das echte Zellulose in Lösung bringt. Wahrscheinlich ist es identisch mit dem bei Bakterien von Omeliansky angenommenen Fermente. Nach der allgemein an-

	Echte Zellulose	Hemizellulosen von				
		Molinia	Lupinus	Ruscus	Phoenix	Impatiens
Mucor racemosus	−	+	−	−	−	−
„ neglectus	−	−	+	−	−	+
„ piriforme	−	−	+	−	−	+
„ globosus	−	+	+	−	−	+
Thamneidium elegans	−	−	+	−	−	+
Rhizopus nigricans	−	−	+	−	−	+
Penicillium glaucum I	−	−	−	−	−	+
„ „ II	−	−	+	−	+	+
Sclerotinia fructigena	−	−	−	−	−	−
„ cinerea	−	−	+	−	−	−
Botrytis cinerea	−	−	+	−	−	+
„ vulgaris	−	+	+	−	−	+
Nectria cinnabarina	−	+	+	−	−	−
Cladosporium herbarum	−	+	+	−	−	+
Colletotrichum Lindemuthianum	−	+	+	−	−	+
Trichothecium roseum	−	+	+	+	+	+

genommenen Nomenklatur muß es als eine Zellulase bezeichnet werden.

Die Pilze sind gegen die Hemizellulosen mit Bezug auf das Lösungsvermögen spezialisiert. Man kann die erzielten Resultate nur erklären, wenn man mindestens vier voneinander verschiedene Hemizellulose lösende Fermente annimmt. Da man bis jetzt sich immer der Ausdrücke Cystase oder Seminase für die Reservezellulose lösenden Fermente gebraucht hat, so will ich die Fermente folgendermaßen bezeichnen.

1. Moliniacytase. Sie löst die aus Hemizellulose bestehende Wandverdickung des Speicherinternodiums von Molinia coerulea Mönch., oder eine Hemizellulose, die aus Dextrose, Xylose und wenig Laevulose besteht.
2. Lupinuscytase. Sie löst die aus Hemizellulosen bestehenden Membranen der Lupinuskotyledonen, die bei der Hydrolyse Galaktose und Arabinose liefern.
3. Phönixcytase. Sie löst die Hemizellulosen im Phönixendosperm, die Mannose und Galaktose beim Abbau liefert.
4. Impatienscytase. Sie löst die Hemizellulose in den Kotyledonen von Impatiens balsamina, die wahrscheinlich Galaktose und Xylose bei der Hydrolyse gibt.

Diese vier aufgefundenen Fermente sind sicher in ihrer Wirkungsweise voneinander verschieden, denn sie lösen je Hemizellulosen von

verschiedener Zusammensetzung. Es ist aber wahrscheinlich, daß bei weiterer Untersuchung noch neue von diesen verschiedene Hemizellulose lösende Fermente gefunden werden, denn meine Untersuchung mußte sich auf eine kleine Zahl von Objekten beschränken. Aber auch da finden sich Differenzen, z. B. bei Impatiens. Die einen Pilze, wie Penicillium lösen das Amyloid heraus aus der Membran und lassen Mittellamellen und Grundsubstanz fast ganz intakt: andere hingegen, wie Trichothecium roseum lösen die Mittellamelle und die Grundsubstanz, lassen das Amyloid zurück. Auch bei Lupinen habe ich etwas ähnliches beobachtet. Sclerotinia fructigena löst zuerst die Verdickungsschicht und nachher die Mittellamelle, während Mucor globosus zuerst die Mittellamelle und nachher die Verdickungsschicht löst. Sehr wahrscheinlich beruhen solche Differenzen auf der Wirkungsweise verschiedener Enzyme, die noch genauer zu studieren sind.

Die alte Cytase ist demnach kein einheitliches Ferment sondern setzt sich aus einer Reihe verschiedener Fermente zusammmen. Die Pektase, die das nach Magnin'scher Vorschrift dargestellte Pektin enthalten soll, dürfte mit den Hemizellulose lösenden Enzymen nahe verwandt sein. Meine Untersuchungen ergeben, daß die Fähigkeit eines Pilzes, Mittellamellen zu lösen, die ja aus Pektin bestehen sollen, nur der Eigenschaft der Organismen, Hemizellulosen in Lösung zu bringen, zuzuschreiben ist. Auch die von Bourquelot und Hérissey aufgestellte Seminase ist ein Hemizellulose lösendes Enzym. Aus den Untersuchungen von Hérissey geht hervor, daß sie von Aspergillusformen abgesondert wird und verschieden von der Diastase ist. Ich halte diese Seminase aber auch für verschieden von den von mir angeführten Fermenten. Sie wäre zu charakterisieren als ein Ferment, das Hemizellulose, bestehend aus Mannose und Galaktose, löst und würde der Phönixcytase am nächsten stehen. Da sie aber nach Hérissey die Phönixhemizellulose nicht anzugreifen vermag, so ist damit auch die Verschiedenheit von diesem Ferment sehr wahrscheinlich gemacht. Die Hemizellulose der Palmen ist, trotzdem sie gleiche Abbauprodukte liefert wie die Schleimendosperme der Leguminosen von diesen stark verschieden, wie nur wenige Reaktionen schon darzutun vermögen. Einmal ist die Palmenhemizellulose gegen alle Quellungsmittel viel resistenter als das Hornendosperm der Leguminosen. Gegenüber Chlorzinkjod zeigt die Reservezellulose der Palmen zuerst einen gelblichen

1) Hérissey, Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des Mannanes et des Galaktanes par la seminase. Revue générale de botanique 1903.

Ton, der dann ins violette übergeht, während beiden Schleimendospermen fast keine Färbung zu bemerken ist.

In den Phanerogamenkeimlingen sind gewiß die Fermente, welche die verschiedenen Hemizellulosen bei der Keimung der Samen in Lösung bringen, nicht identisch. Die Mittel, aber, um verschiedene Fermente zu trennen, haben wir nicht. Das ist der Grund, warum in den Diastasepräparaten stets verschiedene Fermente sind. So z. B. enthält die käufliche Gerstendiastase und Malzextrakt neben dem Stärke lösenden Ferment auch das Hemizellulose lösende Ferment. Darauf ist sicher ein großer Teil der Widersprüche zurückzuführen, die sich in der Literatur vorfinden.

Gewiß werden beim Studium anderer Pilze in ihrer Wirkung auf verschiedene Zellulosen noch andere Fermente nachgewiesen werden. Die Untersuchungen R. Hartigs über die Zersetzungserscheinungen der Hölzer fordern gerade zu solchen Untersuchungen auf. Versuche die ich mit Trametes radiciperda und Polyporus igniarius anstellte, scheiterten an dem Umstande, daß es mir nicht möglich war, die betreffenden Pilze auf künstlichen Nährboden rein zu kultivieren. Aus der Untersuchung R. Hartigs muß aber gefolgert werden, daß Trametes wenigstens zwei verschiedene Fermente absondert: eines, das die verholzende Substanz zuerst herauslöst, und eines, das nachher die echte Zellulose in Lösung bringt. Die Hartigsche Angabe habe ich nachgeprüft und kann sie nur bestätigen. In Fig. 9, Tafel IV finden sich bei Hartigs Zersetzungserscheinung die succesiven Lösungserscheinungen gut wiedergegeben.

Auch für andere Holz zerstörende Pilze muß die Lösung der echten Zellulose aus den Bildern der Holzzerstörung gefolgert werden; so für Merulius lacrymans, Lenzites saepiaria, Daedalea quercina, Polyporus fulvus, borealis, igniarius, fomentarius, sulphureus, dryadeus, hirsutus, betulinus und gewiß noch andere.

Aber auch bei gewissen Ascomyceten tritt eine Lösung der echten Zellulose ein. So ist dieser Vorgang von Appel[1]) für einzelne Fusarien festgestellt, nach Biffen[2]) tritt das auch bei Bulgaria polymorpha ein, ferner ist es der Fall bei Clithris quercina.

Ich habe die feste Überzeugung, daß die Zelluloselösung durch die Pilze bei der Zersetzung der Pflanzenkörper im Boden eine viel größere Rolle spielt als man bis dahin angenommen hat.

1) O. Appel, l. c.

2) Biffen, On the Biology of Bulgaria polymorpha. Annales of Botany 1902, Vol. XV.

Die Beziehungen der Lösungserscheinungen zur chemischen Konstitution der Membranen.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen mit aller Deutlichkeit, daß den Auflösungserscheinungen der Membranen durch die Pilze keineswegs einfache Verhältnisse zugrunde liegen. Es ist in erster Linie zu bemerken, daß die Vorgänge der Lösung immer mit einer hydrolytischen Spaltung der Zellulosen in verschiedene Zuckerarten verbunden sind. Im Laboratorium wird diese Spaltung immer mittelst Säuren durchgeführt; die Geschwindigkeit der Spaltung wird durch die Säurekonzentration und die Temperatur in der Hauptsache bestimmt. In diesem Prozeß spielt die Säure die Rolle des Katalysators. sie wird nicht verbraucht, sondern geht unverändert aus dem Prozeß wieder hervor. Der Verlauf der Spaltung der Zellulose in der Pflanze hat große Ähnlichkeit mit dem Gang der hydrolytischen Spaltung durch Säuren. Es entstehen wahrscheinlich die gleichen Abbauprodukte. aber als Katalysatoren funktionieren keine Säuren, sondern Fermente. deren Zusammensetzung wir nicht kennen.

Durch eine und dieselbe Säure gelingt es, alle bekannten Zelluloseformen zu spalten, ebenso Stärke, Glykogen, Rohrzucker usw., nur ist die Konzentration, die angewendet werden muß, verschieden. Während durch $^1/_2$ %ige Schwefelsäure Stärkekleister, Rohrzucker, Glykogen bei Zimmertemperatur hydrolysiert werden, ist zur Spaltung der Hemizellulosen bei gleicher Temperatur eine höhere Säurekonzentration erforderlich und die echten Zellulosen werden erst durch konzentrierte Säuren angegriffen. Man könnte nun glauben, daß die Stoffe, die bei gleicher Säurekonzentration und gleicher Temperatur gleich rasch hydrolysiert werden, auch in der Pflanze von dem gleichen Fermente in Lösung gebracht werden. Das ist aber nicht der Fall. Ein schönes Beispiel dafür sind die Hemizellulosen. Sie sind in kochenden verdünnten Säuren (3 %ige Schwefelsäure) leicht löslich und werden hydrolysiert. Zwischen den verschiedenen Hemizellulosen bestehen in dieser Richtung nur geringe Unterschiede, wie die Untersuchungen E. Schulzes deutlich zeigen. Unsere Untersuchung hat aber dargetan, daß verschiedene Fermente vorhanden sind, von denen jedes nur eine bestimmte Hemizellulose löst und eine andere Hemizellulose nicht zu lösen vermag. Es müssen somit die Verschiedenheiten in der Konstitution der Hemizellulose diese Unterschiede bedingen und nicht ihre ungleiche Löslichkeit in den Säuren. Für sie paßt der Vergleich E. Fischers, daß das Enzym zur Konstitution der Substanz passen muß, wie der Schlüssel zum Schlüsselloch, in ausgezeichneter

Weise. Wir besitzen leider über die Konstitution der Zellulosen sehr wenig Anhaltspunkte, ja man darf ruhig sagen, daß die Hemizellulosen noch nie im reinen Zustand gewonnen worden sind. Es sind nur Körper, die wir auf Grund der verschiedenen Abbauprodukte trennen. Eine nähere Ausprache über die Wirkungsweise der Zellulose lösenden Enzyme würde darum ins Gebiet unfruchtbarer Spekulationen gehören.

Andere Fragen hingegen lassen sich mittelst der Wirkungsweise der Pilze auf Zellulosen prüfen. Die Zellmembranen bestehen aus verschiedenen Schichten. In den meisten Fällen sind die Unterschiede durch verschiedenen Wassergehalt der gleichen Substanz bedingt. Andererseits kennen wir Schichtungen von Membranen, die durch verschiedene Substanzen erzeugt werden, so die Mittellamellen, die ungleich verholzten Schichten der Libriform und Bastfasern. Von besonderem Interesse sind aber die Fälle, wo in die echten Zellulosen noch Hemizellulosen in der Membransubstanz eingelagert oder chemisch gebunden sind. Wie meine Untersuchungen [1]) zeigen, sind solche Fälle viel häufiger, als man früher annahm. Ich habe durch meine Untersuchungen den Eindruck bekommen, daß fast in allen Pflanzenmembranen neben echten Zellulosen auch noch Hemizellulosen eingelagert sind, freilich in wechselnden Quantitäten, je nach den Pflanzenorganen und nach dem Alter des Pflanzenteiles. Es entsteht für unsere Untersuchungen somit die Frage, ob durch die Einwirkung der Pilzenzymen auf solche Membranen die Hemizellulosen herausgelöst werden können. Die Untersuchungen von Pflanzengeweben, die durch Pilze zersetzt werden, bestätigen durchaus diese Vermutung.

Schon die Tatsache, daß die Mittellamelle von vielen Pilzen gelöst wird, zeigt, daß der Unterschied in der stofflichen Zusammensetzung dieser Lamelle gegenüber den anderen für die Lösung von maßgebendem Einfluß ist. Die übrigen Schichten der Membranen bleiben nun durchaus nicht unverändert. Schon de Bary [2]) ist es bei der Untersuchung des Enzymes von Peziza sclerotiorum aufgefallen, daß „bei gleichnamigen Parenchymmembranen, die keinen Unterschied weder in der Dicke noch in ihrer exquisiten Zellulosefärbung erkennen lassen," aber von jungen und älteren Partien der gleichen Petunia stammen, ein großer Unterschied im Verhalten gegen das Enzym hervortritt. Bei den jungen Geweben trat die Lösung der Mittellamelle rasch ein, beim alten Gewebe wurde

1) Über das Vorkommen von Hemizellulose bei unseren Waldbäumen. Ber. d. D. bot. Ges. 1905.

2) A. de Bary, Über Sklerotien und Sklerotienkrankheiten. Bot. Ztg. 1888, pag. 451.

diese Membran selbst nach langer Einwirkung des Fermentes nicht gelöst. Dieser Unterschied beruht nur darauf, daß in der alten Membran viel mehr echte Zellulosen enthalten sind und die Hemizellulosen zurücktreten, während in jungen Membranen mehr Hemizellulosen sich vorfinden. Kocht man diese Gewebe während zwei Stunden in 5 %iger Salzsäure, so treten die gleichen Veränderungen wie nach der Einwirkung der Botrytis auf.

An einer anderen Stelle bemerkt de Bary pag. 415: „Bei den Daucusrüben, den Internodien von Faba und anderen Stengeln sind die Membranen der getrennten Zellen äußerst schlaff und zart; es hat den Anschein, als hätten sie selbst starken Verlust erlitten". „Bei Betarüben bleiben die Membranen fester und man erhält durch Zerdrücken oder Verzupfen vergifteter Gewebestücke die saubersten Mazerationspräparate." Auch bei diesen Präparaten hat man nur die Unterschiede zwischen Membranen mit viel oder weniger Hemizellulosen vor sich. Kocht man die Gewebe der Daucusrübe vom Fabastengel und Betarübe in 5 %iger Salzsäure während zwei Stunden, so treten analoge Veränderungen ein. Bei der Daucusrübe lassen die Gewebe sich leicht trennen oder sie sind bereits getrennt, die Membransubstanz erscheint weniger dicht, jedenfalls mehr als die Hälfte ist gelöst worden und die Reste der Membranen sind vielfach zu Klumpen vereinigt. Fast genau gleiche Änderungen zeigt das Parenchym des jungen Fabastengels. Dieser Versuch zeigt somit, daß bei den Objekten in den Membranen ansehnliche Quantitäten Hemizellulosen enthalten sind; ich schätze, daß etwas mehr als die Hälfte bei der Daucusrübe aus Hemizellulosen besteht. Wenn der Pilz neben den Mittellamellen auch die Substanz der Membran hier teilweise gelöst hat, so hat er somit nur die Hemizellulose herausgelöst und die echten Zellulosen zurückgelassen. Bei der Betarübe sind auch die Zellwände nach dem Kochen in verdünnter Säure viel derber als bei Daucus und Vicia faba und das Gewebe trennt sich nicht so leicht in die einzelnen Zellen. Sie enthalten somit viel weniger Hemizellulosen als die Parenchymwände von Daucus und Vicia faba. Damit stimmt das Verhalten des Pilzes überein. Die Wand, die viel echte Zellulose enthält, wird nicht angegriffen.

Für diese Botrytis vulgaris komme ich zum Resultat, daß sie auch die Hemizellulosen aus Membranschichten herauszulösen vermag, wenn sie mit echter Zellulose vermengt oder chemisch gebunden ist. Die Einwirkung des Pilzenzymes muß als ein vorzügliches Mittel bezeichnet werden, um in einer Membran Zellulosen und Hemizellulosen zu trennen, wenigstens in unverholzten Membranen.

Auch für andere Pilze habe ich ganz ähnliche Erfahrungen gesammelt. Interessant ist in dieser Beziehung die Lösung des Flachsstengelparenchyms durch Rhizopus nigricans. Neben der Mittellamelle löst der Pilz auch Substanz aus den übrigen Schichten des Rindenparenchyms. Die Membranen werden weniger dicht, schrumpfen zusammen. Kocht man das gleiche Gewebe längere Zeit mit verdünnter 3%iger Salzsäure, so zeigen die Membranen die gleichen Veränderungen. Es wird etwa ein Drittel bis die Hälfte der Substanz gelöst, der andere Teil quillt etwas und die Membranen lassen sich beim zerzupfen ziemlich leicht trennen. Der Pilz hat somit nur die Hemizellulose aus der Membran herausgelöst, die auch bei dem Kochen mit verdünnten Säuren nach und nach gelöst wird.

Correns[1]) macht darauf aufmerksam, daß durch die Behandlung der Gewebe mit Schulzeschem Mazerationsgemisch nicht allein die Mittellamellen der Membranen gelöst werden, sondern auch aus Bastfasern und anderen verdickten Parenchymmembranen noch in einzelnen Schichten Substanz herausgelöst wird. Diese Substanz ist nach Correns einer der Typen der Zellulose. Heute wissen wir, daß es Hemizellulosen sind, die aus dem Verbande der echten Zellulose gelöst werden. Ich fragte mich, ob eine solche Differenzierung der Schichten mit Pilzenzymen resp. in Pilzkulturen erzielbar ist. So weit es sich um unverholzte Membranen handelte, gaben mir meine Versuche immer positive Resultate.

Bei den Versuchen mit Mucor racemosus die zu Flachsstengelschnitten gebracht wurden, war entschieden in der Flachsfaser die Schichtung viel deutlicher geworden, ohne daß aber nachher durch Zerdrücken der Präparate eine Trennung der Schichten erfolgt wäre. Es mag in der dunklen Schicht etwas von der Substanz in Lösung gegangen sein. Deutlicher als an der Leinfaser trat dieses Verhalten an den collenchymatisch verdickten Partien des Parenchyms von Begonia hervor. Es treten die Schichtungen der Membran deutlich hervor; im Innern ist die Substanz in einzelnen Schichten bedeutend weniger dicht geworden.

Bei Botrytis vulgaris läßt sich das gleiche leicht im Collenchym verschiedener Stengel verfolgen. So bei Begonia, Petunia, Vicia Faba (in älteren Stengelpartien).

Durch die Einwirkung der Pilzenzyme werden aus verschiedenen Schichten, besonders der inneren, Substanzen herausgelöst, ja manchmal

1) C. Correns, Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Bot. 1892, pag. 326

kann die Sache in jüngerem Collenchym so weit kommen, daß die einzelnen Schichten sich unter leichtem Druck trennen und zerfallen.

Durch Einwirkung von Malzenzymen auf das Collenchym von Begoniastengel hat J. Grüß[1]) dasselbe gefunden. Es handelt sich in beiden Fällen um die Herauslösung der Hemizellulosen aus der Membransubstanz; die echte Zellulose bleibt ungelöst zurück.

Brown und Morris[2]) und Reinitzer[3]) haben gefunden, daß durch Einwirkung von Malzauszug die Zellen des Parenchyms der Möhre und der Kartoffelknolle aus dem Gewebeverband getrennt werden. Mit Recht hebt Reinitzer hervor, daß nur die Hemizellulose der Mittellamellen, nicht aber die echte Zellulose angegriffen werde. Die gleiche Trennung gelingt bei der Möhre durch Kultur verschiedener Pilze wie Botrytis, Mucor globosus, Penicillium glaucum sehr leicht.

Diese Fälle zeigen nur, daß es durch Einwirkung von Pilzkulturen gelingt, eine Trennung von Hemizellulosen und echten Zellulosen herbeizuführen.

Es bleibt uns nun noch die Frage zu erörtern, ob solche echte Zellulosen, die durch Einwirkung von konzentrierten Säuren oder Alkalien in einen gequollenen Zustand versetzt wurden, dann auch noch durch Pilze angegriffen werden. Besonders die Einwirkung von Alkalien auf Zellulosen versetzt diese in einen Zustand, daß nachher von Säuren sehr leicht angegriffen werden. So hat E. Kern[4]) gefunden, daß Zellulose aus Papier durch Kochen mit 1 $^1/_4$ % iger Schwefelsäure fast nicht angegriffen wird, wohl aber sehr erheblich, wenn sie zuvor mit 1 $^1/_4$ % iger Kalilauge gekocht wurde. Ebenso stellt Winterstein[5]) fest, daß Zellulose aus Tannenholz nach dem Stehen in 5 %iger Natronlauge und nachherigem Auskochen mit 1 $^1/_4$ %iger Schwefelsäure weit mehr Substanz verlor, als ohne Behandlung mit Natronlauge.

Um die Frage der Einwirkung der Pilze auf gequollene Zellulose zu prüfen, habe ich Botrytis vulgaris zu diesem Zwecke auf feuchtem Pergamentpapier kultviert. Man bemerkt, daß die stark gequollenen Fasern durch den Pilz angegriffen und teilweise gelöst werden und die Mycelfäden bahnen sich leicht einen Weg durch das Papier. Ebenso zeigen Kollodiumhäutchen einen Angriff durch den Pilz. In der Lite-

1) J. Grüß, Über das Verhalten des diastatischen Enzymes in der Keimpflanze. Jahrb. f. wiss. Botanik 1894.

2) Brown und Morris, l. c., pag. 501 u. f.

3) F. Reinitzer, Über das zellwandlösende Enzym der Gerste. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1897, Bd. XXIII, pag. 19 u. f.

4) E. Kern, Journal f. Landwirtschaft 1876, pag. 19.

5) E. Winterstein, Zeitschr. f. physiolog. Chemie 1893, pag. 393.

ratur finden sich einige Angaben, was nach dieser Richtung Myioshi[1]) beobachtete, daß die Mycelfäden seiner Botrytis durch Pergamentpapier hindurch wachsen; ferner daß durch sie ansehnlich dicke Kollodiumhäutchen hindurch gewachsen waren. Nach meinen Beobachtungen löst Botrytis vulgaris nur den stark gequollenen Teil der Fasern auf, während der nicht gequollene Teil der Fasern (Baumwolle) auch vom Pilz nicht gelöst wurde. In diesem Falle handelt es sich nur um Lösung des durch die Papierfabrikation veränderten Teils der Zellulosefasern. Bei Kollodiumhäutchen geht die Lösung nur sehr langsam vor, immerhin findet man ein deutliches Abschmelzen an den Randpartien der Stücke.

Diese Beobachtungen zeigen deutlich, daß auch die durch chemische Prozesse veränderte Zellulose sich anders gegen Pilze verhält. Freilich wissen wir über die Konstitution dieser, durch konzentrierte Säuren oder Alkalien gequollenen Zellulosen, nichts bestimmtes. Sie werden als Oxy- und Hydroformen der Zellulose aufgefaßt. Ihre Beziehungen zu den Hemizellulosen sind noch wenig klar und man kann zurzeit nicht auf das Vorhandenscin anderer Fermente als den Hemizellulosen lösenden schießen.

Dieses Verhalten der Botrytis vulgaris erklärt uns aber das Resultat, das J. Behrens[2]) bei seinem Kulturversuch des Pilzes auf Fließpapier erhalten hat. Wenn nach 50 Tagen nur ca. $^1/_{10}$ der Trockensubstanz in Lösung ging, so glaube ich, daß damit gerade die Unfähigkeit des Pilzes, reine Zellulose zu lösen, demonstriert wird. Die Partie, die vom Filtrierpapier nach dieser langen Versuchsdauer gelöst wurde, war wahrscheinlich solche veränderte Zellulose, wie sie bei der Fabrikation des Filtrierpapieres durch Behandlung mit Säuren und Alkalien immer in geringer Menge entstehen. Untersucht man mit den Jodreagenzien schwedisches Filtrierpapier, so bemerkt man, daß diese Zellulose viel intensiver reagiert als z. B. unverholzte Fasern oder Parenchymwände. Das beweist nur, daß die Zellulosefasern während des Prozesses der Papierfabrikation an der Oberfläche eine Veränderung erlitten haben.

Zusammenfassung der Resultate.

Die vorliegenden Untersuchungen haben als wichtigstes Resultat ergeben, daß die Pilze mit Bezug auf die Lösung von Zellulosen spezialisiert sind. Streng ist die Lösung der echten Zellulose von den

1) M. Myioshi, l. c., pag. 277.

2) S. Behrens, Beiträge zur Kenntnis der Obstfäulnis. Zentralbl. f. Bakteriologie 1898, II. Teil.

Hemizellulosen getrennt. In vielen Fällen, wo man von der Lösung echter Zellulosen gesprochen hat, handelt es sich nur um die Lösung von Hemizellulosen. Aber auch gegen diese Körper zeigen die Pilze im Lösungsvermögen große Differenzen. Man ist gezwungen, wenigstens vier verschiedene Fermente für die Lösung der verschiedenen Hemizellulosen anzunehmen, die ich nach den typischen Materialien als das Moliniaferment, das Dattelferment, das Lupinusferment und das Amyloidferment bezeichnen will. Nicht die Löslichkeit der verschiedenen Zellulosen in Säuren ist entscheidend für das Lösungsvermögen der Pilze für diese Stoffe, sondern es ist allein die chemische Konstitution der Substanz, die den Ausschlag gibt. Gestützt werden diese Ergebnisse durch die Untersuchung der Zersetzungserscheinungen der Pilze in den toten und lebenden Pflanzenkörpern. Es gelingt durch Einwirkung von Pilzen, die Hemizellulosen von den Zellulosen in den unverholzten Geweben zu trennen. Sicherlich werden die Pilze bei der Zersetzung der Pflanzensubstanzen im Boden eine viel größere Rolle spielen als man bisher angenommen hat.

Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel.**

XII. Über die Brutknospenbildung und über die systematische Stellung von Riella.

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

1. Die Brutknospenbildung[1]).

Brutknospen wurden für Riella americana zuerst beschrieben von Howe und Underwood[2]). Porsild[3], fand sie bei R. Paulsenii, alle drei genannten Autoren sprechen die Vermutung aus, daß auch bei R. Cossoniana Brutknospen vorkommen, und daß sich auf diese eine Abbildung von Trabut beziehe.

Diese Vermutung ist richtig. Die von Dr. Kupper in den hiesigen Kulturen von R. Cossoniana, R. Battandieri und R. helicophylla bemerkten Brutknospen sind so merkwürdige Gebilde, daß es

1) Die hier mitgeteilte Untersuchung wurde ebenso wie der XI. Abschnitt dieser Studien in Gemeinschaft mit Herrn Dr. W. Kupper, Assistent am hiesigen pflanzenphysiol. Institut ausgeführt.

2) M. A. Howe und L. M. Underwood, The genus Riella. Bull. of the Torrey botanical club 1903, Vol. XXX, pag 214 -224.

3) M. Porsild, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Riella. Flora 1903, Bd. XCII, pag. 431 ff.

nicht überflüssig sein wird, sie etwas näher zu schildern, zumal die oben genannten Autoren auf die Morphologie der Brutkörper nicht näher eingegangen sind.

Betrachtet man im Sommer einzeln stehende Pflanzen von R. Cossoniana, so sieht man, daß nach einiger Zeit um die Pflanze herum sich eine Ansiedlung junger, gleichfalls einzeln stehender Pflänzchen

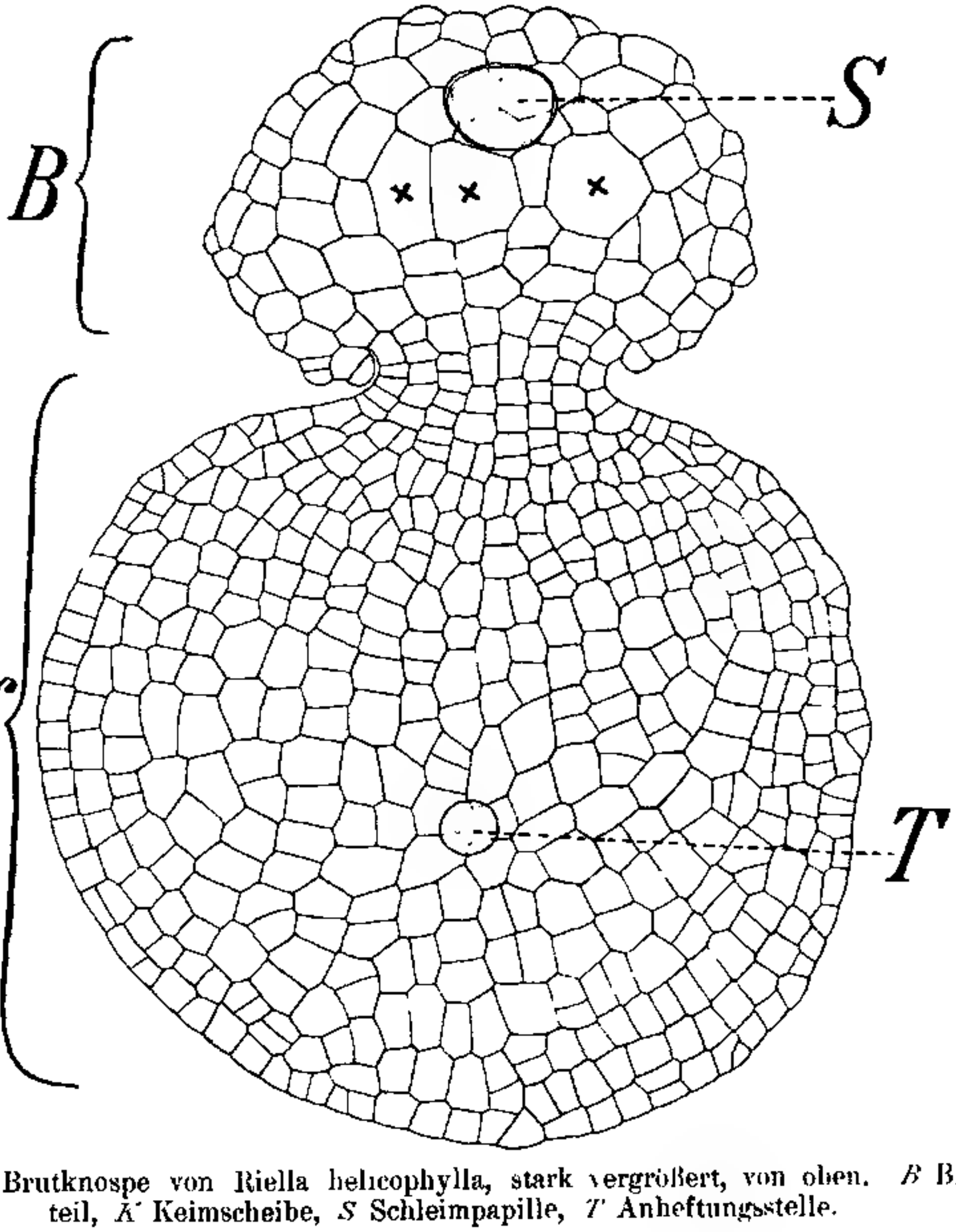


Fig. 1. Brutknospe von Riella helicophylla, stark vergrößert, von oben. *B* Blattteil, *K* Keimscheibe, *S* Schleimpapille, *T* Anheftungsstelle.

gebildet hat, von denen man zunächst die vertikal stehenden Keimscheiben, genau wie bei aus Sporen hervorgegangenen Pflanzen sieht [1]). Es handelt sich aber in diesem Falle nicht um Sporenkeimung, sondern um Vermehrung durch Brutknospen. Diese stimmen in ihrem Baue

1) Vergl. die Darstellung im XI. Abschnitt dieser Studien. Flora, Bd. XCVII, pag. 192 ff.

und ihrer Gestalt der Hauptsache nach mit denen von R. Paulsenii überein (vergl. Porsilds Abbildung a. a. O., Fig. 4 *C*, auf pag. 441, und die hier gegebene Fig. 1).

Die Brutknospe besteht aus zwei Teilen: einem unteren, der Keimscheibe (*K*), welche flach ist, und einem oberen konkav (nach oben) eingekrümmten (*B*), er sei — mit Rücksicht auf seine unten zu schildernde Entstehung — der Blatteil genannt. In diesem Teile fallen einige große, chlorophyllose Zellen auf (in der Abbildung mit × bezeichnet), außerdem sind Ölzellen vorhanden, namentlich am Rande, sie sind auch — ohne Rücksicht auf ihren Inhalt — von den übrigen Zellen leicht durch ihre geringere Größe zu unterscheiden. Hier sollen sich nach Porsild auch zahlreiche Rhizoideninitialen finden. Solche sind an dieser Stelle bei R. Cossoniana, R. Battandieri und R. helicophylla nicht nachweisbar, wohl aber sind die von Porsild als „Fettreservoire" betrachteten, in Fig. 1 mit × bezeichneten in verschiedener Zahl und Lagerung auftretenden großen Zellen Rhizoidinitialen. Man kann sich leicht davon überzeugen, wenn man eine soeben abgelöste Brutknospe auf dem Objektträger auskeimen läßt. Daß Porsild diese Zellen, welche wir wohl auch bei R. Paulsenii als Brutknospeninitialen betrachten dürfen, nicht als solche erkannt hat, dürfte wohl darauf beruhen, daß ihr Auswachsen zu Rhizoiden namentlich unter ungünstigen Keimungsbedingungen nicht selten unterbleibt. Sie enthalten nur kleine Stärkekörner; mit Osmiumsäure tritt dunkle Färbung ein, was wohl auf Fettgehalt schließen läßt. Es mögen auch noch andere Reservestoffe in diesen Zellen vorkommen, und es ist wahrscheinlich, daß sie auch anderweitig als zur Rhizoidbildung Verwendung finden können. Aber in erster Linie handelt es sich um Initialen.

Der „Blatteil" der Brutknospe enthält viel Stärke, während solche in der Keimscheibe zuweilen nicht nachweisbar ist, zuweilen zwar vorhanden ist, aber doch offenbar in geringerer Menge. Damit mag es zusammenhängen, daß der Blatteil, obwohl er kleiner ist als die Keimscheibe, schwerer ist als diese. Die Brutknospen steigen nicht, wie die von R. Paulsenii an die Wasseroberfläche empor. Sie sind etwas schwerer als Wasser und sinken in diesem, den Blatteil voran, nach unten. Der Blatteil wirkt vermöge seiner Schwere und seiner Krümmung wie ein kleiner Anker, der sich leicht an irgend einer Unebenheit des Substrates festsetzt. Bald wachsen dann auf seiner konvexen Seite die Initialen zu Rhizoiden aus, die Keimscheibe nimmt eine genau vertikale Lage an und schreitet bald zur Anlegung einer oder zweier Pflanzen, letzteres war bei gut ernährten Keimpflanzen die Regel (vergl. Fig. 9).

Ehe diese geschildert wird, ist aber zunächst noch die Entstehung der Brutknospen zu erwähnen.

Die Brutknospen entstehen am Stämmchen von Riella zwischen den Blättern, zuweilen einzeln (*B* in Fig. 2), meist aber in Gruppen zusammen. Sie sind an ihrer Gestalt und an der konkaven Einkrümmung des Blatteiles zu erkennen. Man sieht ohne weiteres, daß der „Blattteil" der Brutknospe deren Spitze darstellt, welche der Anheftungsstelle der Brutknospe ursprünglich gegenüberliegt. Im fertigen Zustand aber ist diese über ihre Insertion hinausgewachsen. Die Anheftungsstelle befindet sich auf der Oberseite[1]) der Keimscheibe (*T* Fig. 1). Die Brutknospe ist hier mittels einer Trägerzelle am Stämmchen befestigt.

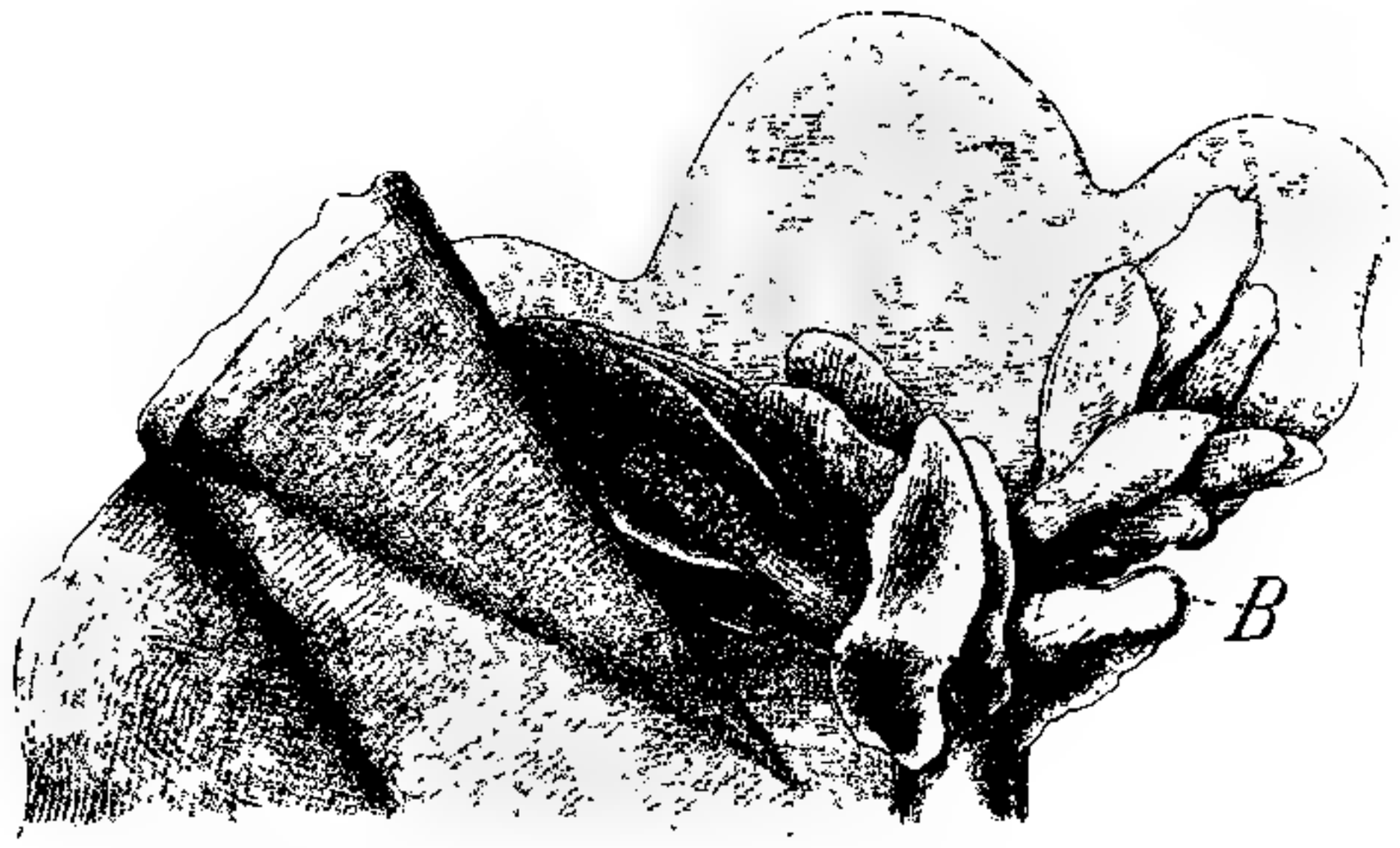


Fig. 2. Riella Cossoniana. Spitze einer Pflanze, bei *B* eine Brutknospe. Vergr. 7 fach.

Außerdem ist auf der Oberseite am Blatteil noch eine große hyaline Zelle (*S*) wahrnehmbar, welche die genannten Beobachter bei den von ihnen untersuchten Arten nicht erwähnen. Es ist dies ein Gebilde, dessen Vorhandensein aus vergleichenden Gründen von Interesse ist. Diese Papille ist nämlich eine Schleimpapille, wie sie bei Lebermoosen so vielfach vorkommen, bisher aber bei Riella nicht bekannt waren. Es wird unten zu erwähnen sein, daß solche Schleimpapillen auch bei den „Blättern" von Riella sich vorfinden. Man kann an der Schleimpapille deutlich die durch die Schleimbildung abgesprengte Cuticula erkennen.

Die Entwicklung der Brutknospen ist eine sehr einfache. In dem Stadium, welches in Fig. 3, I abgebildet ist, besteht die ganze Brutknospe aus vier Zellen, von denen sich aber nur die zwei mittleren

1) Als Oberseite wird hier die dem „Stämmchen der Pflanze zugewandte bezeichnet, es ist natürlich die dem Beschauer abgewandte.

an der weiteren Entwicklung beteiligen. Die untere *T* ist die Trägerzelle, die obere *S* die Schleimpapille. Der Schleim hebt die Cuticula ab und färbt sich mit Kongorot. Die weitere Entwicklung läßt sich, ohne daß eine eingehende Beschreibung notwendig wäre, aus der Vergleichung der Abbildungen (Fig. 3, III und IV) entnehmen. Man sieht daraus, daß die junge Brutknospe zunächst durch überall in gleichmäßiger Weise auftretende anti- und perikline Teilungen zu einer Zellscheibe wird, die drei Eigentümlichkeiten zeigt. Erstens wächst sie an ihrer Basis über ihre Anheftungsstelle hinaus, so daß diese dann später auf die Oberseite der Brutknospe zu liegen kommt. In Fig. 3, II ist dies Hinauswachsen über die Anheftungsstelle im optischen Längsschnitt durch eine junge Brutknospe dargestellt; in Fig. 3, III und Fig. 3, IV sieht man die Trägerzelle noch durchschimmern und erkennt, daß die über die Anheftungsstelle hinausgewachsene Partie der Brutknospe als Zellfläche sich weiter entwickelt, welche, wie die in Fig. 1 dargestellte Oberansicht zeigt, eine beträchtliche Entwicklung erfahren kann. Es tritt also derselbe Entwicklungsvorgang wie z. B. bei der Bildung schildförmiger Blätter ein.

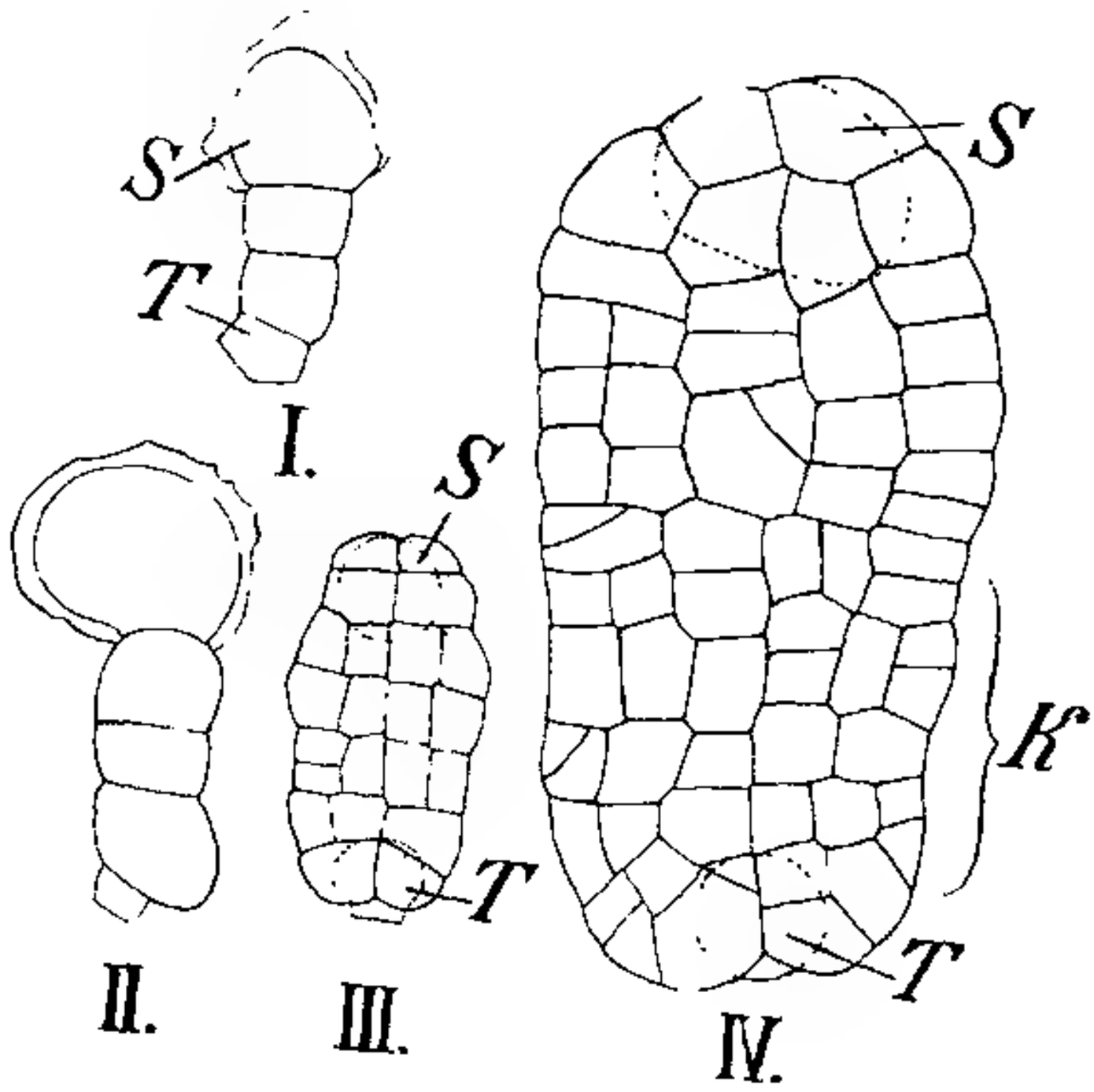


Fig. 3. Riella Cossoniana. Brutknospenentwicklung (stark vergr.). I, III, IV in Flächenansicht (von der Unterseite), II im optischen Längsschnitt. *S* Schleimpapille, *T* Trägerzelle.

Zweitens wird auch die Schleimpapille, welche ursprünglich an der Spitze sich befand, auf die Oberseite verschoben (Fig. 3, III, IV S, Fig. 1). Drittens macht sich schon in dem in Fig. 3, IV abgebildeten Stadium bemerklich, daß im oberen Teil der Brutknospe die Teilungsfähigkeit der Zellen früher erlischt als im unteren; damit ist die Ausbildung der beiden Teile der Brutknospe, welche oben unterschieden wurden, eingeleitet, der obere Teil wird zum Blatteil, der untere zur Keimscheibe. Beide gehen ursprünglich ohne äußerlich sichtbare Grenze ineinander über. Später wächst die Keimscheibe

in ihrem unteren Teil mehr in die Fläche als in dem dem Blatteile angrenzenden. Es bildet sich hier also eine Verengerung und die ganze Brutknospe erhält einen Umriß, der etwa dem des unteren Teiles einer Baßgeige entspricht. Der schmälere Teil kann sich, wie bei der Besprechung der Keimung zu erwähnen sein wird, später stielartig verlängern.

Mit der hier kurz geschilderten Entwicklungsgeschichte der Brutknospen stimmt die derjenigen von Riella americana überein, nur daß Howe und Underwood hier nichts von einer Schleimpapille erwähnen. Diese ist aus zwei Gründen von Interesse, einmal wegen des Vergleichs der Brutknospen mit den Blättern, und sodann wegen des Vergleichs mit anderen Lebermoosen.

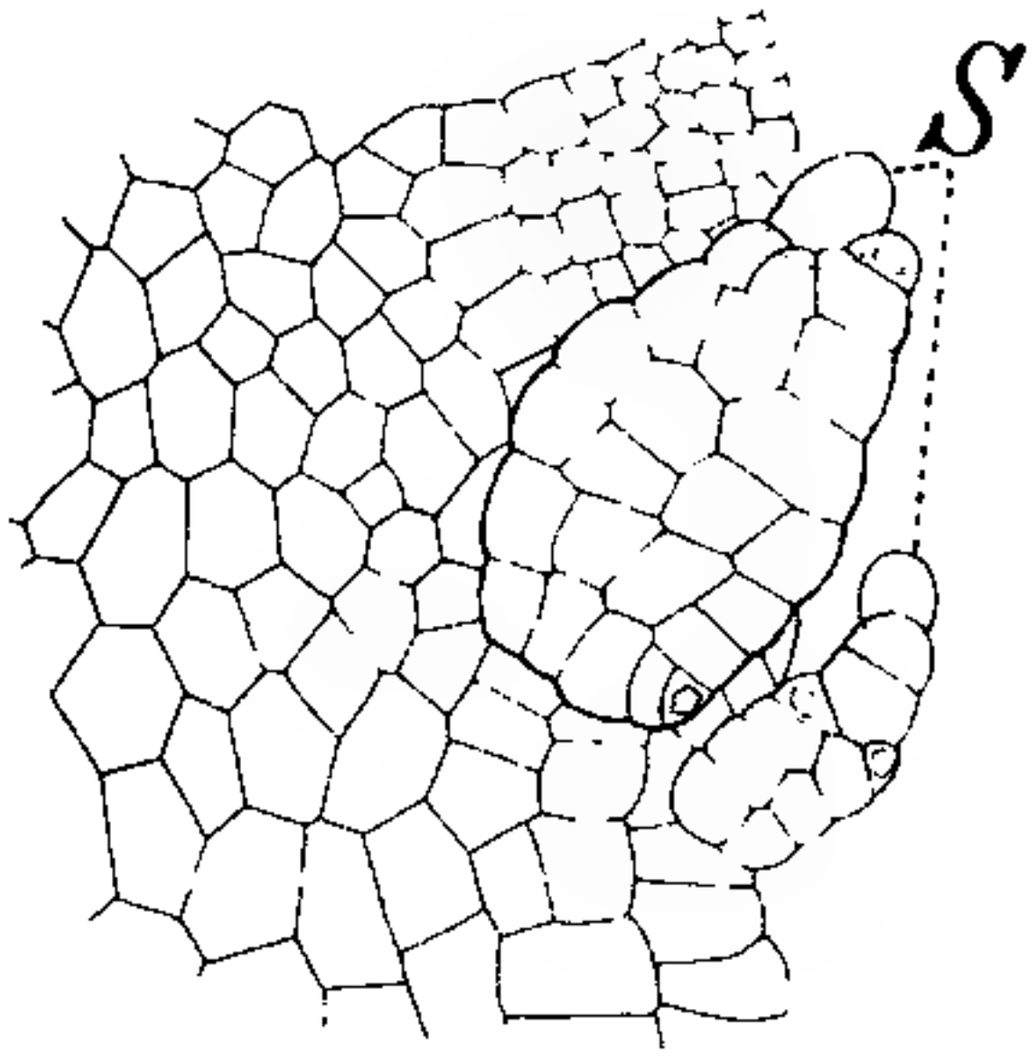


Fig. 4. Riella Cossoniana. Flächenansicht nahe dem Scheitel einer jungen Pflanze. Die beiden Blätter haben ihre Schleimpapille *S* noch in terminaler Stellung.

Daß die Brutknospen nichts weiter sind als umgebildete Blätter, scheint mir zweifellos. Schon die Stellung der Brutknospen deutet darauf hin. Auch die Blätter besitzen ferner eine Schleimpapille (Fig. 4 *S*), welche auf die Oberseite verschoben wird; nur bei den ersten Blättern der Keimpflanzen finden sich an ihrer Stelle nicht selten eine oder zwei Ölzellen. Die ersten Blätter, welche die Schleimpapille aufweisen, zeigen deren Verschiebung noch nicht (Fig. 4 *S*). Auch bei Riella Clausonis ist die Schleimpapille vorhanden, aber in geringerer Entwicklung (Fig. 5 *p*) und ohne Verschiebung auf die Blattfläche.

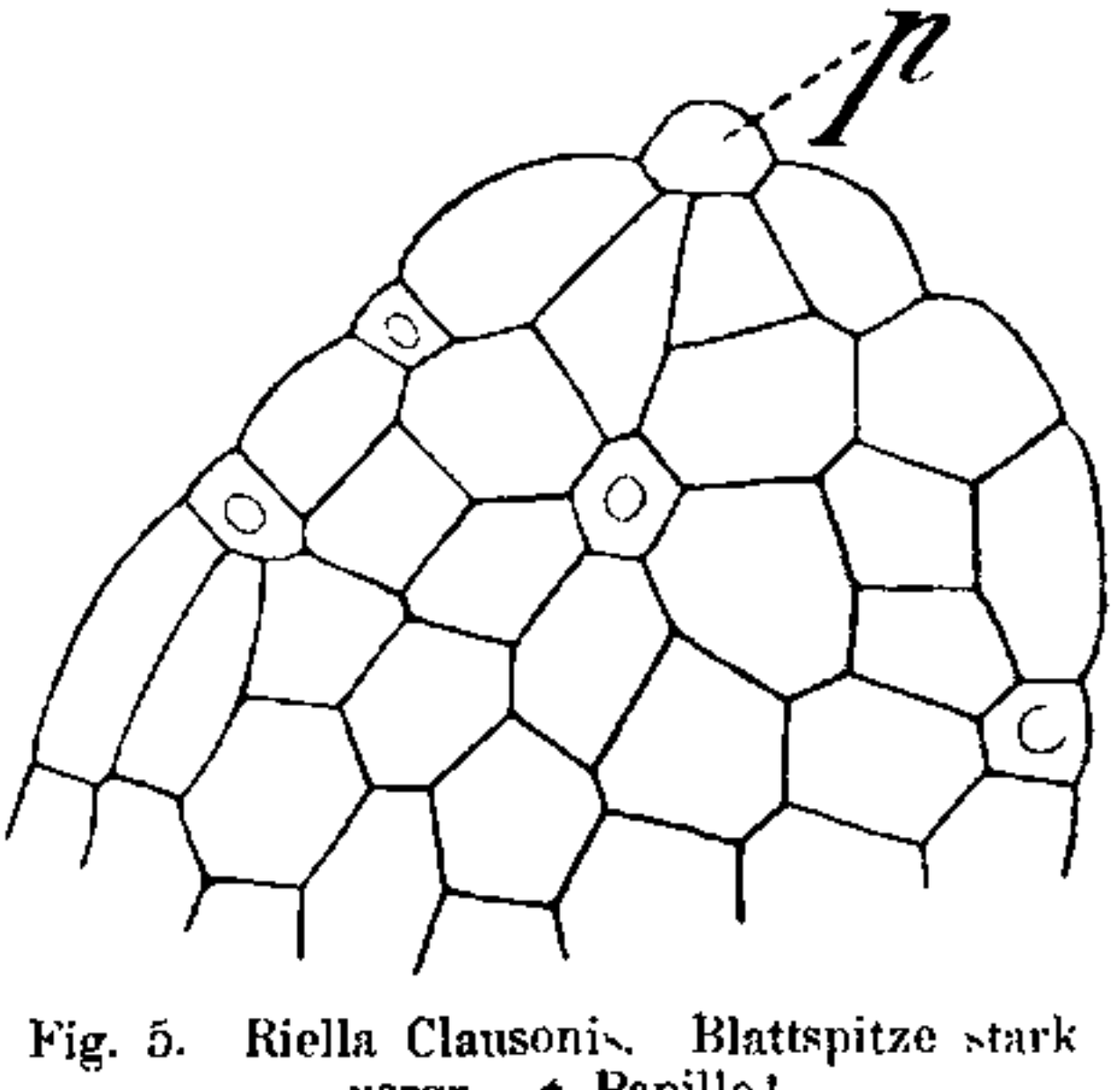


Fig. 5. Riella Clausonis. Blattspitze stark vergr. *p* Papille.

Die Brutknospen unterscheiden sich von den Blättern durch ihre Insertion und durch das Verhalten ihrer zur Keimscheibe auswachsenden Basis.

In ersterer Hinsicht ist zu erwähnen, daß die ersten Entwicklungsstadien von Blättern und Brutknospen übereinstimmen; die Blätter weichen dann später dadurch ab, daß bei ihnen auch die Basalzeile Längsteilungen erfährt, während sie bei den Brutknospen zur Trennungszelle sich entwickelt. Man findet aber gar nicht selten auch Blätter, bei denen eine oder zwei Basalzellen ungeteilt geblieben sind, ja auch solche, bei denen die Basis über die Ansatzstelle hinausgewachsen ist. Da die „Blätter" homolog sind den bei anderen Lebermoosen sich findenden Schleimpapillen (resp. deren Trägerzellen), so ist es von Interesse, daß hier wirklich noch Schleimpapillen vorhanden sind und daß diese, ähnlich wie der Spitzenteil der Schuppen der Marchantien, auf die Oberseite verschoben werden. Es dürfte dies ein weiterer Grund für die unten näher zu begründende Ansicht sein, daß die Riellen sich der Ricciеen-Marchantiaceen-Reihe angliedern, die nach unten hin mit der Jungermanniaceen-Reihe konvergiert. Allerdings findet sich eine analoge Verschiebung der Schleimpapille auch bei den „Blattohren" von Blasia, aber mit dieser haben die Riellen sonst keine Übereinstimmung.

Die Brutknospenbildung von Riella scheint mir nun auch Licht zu werfen auf die der Marchantiaceen. Schon früher[1]) habe ich diese als eine der Keimscheibe der Riellen analoge Ausbildung betrachtet. Dieser Vergleich gewinnt durch die oben mitgeteilte Tatsache eine weitere Stütze. Wir sehen, daß bei Riella das aus einer Trägerzelle einer Schleimpapille hervorgegangene Blatt sich an seiner Basis zu einer Keimscheibe umbildet. Bei Marchantia und Lunularia ist dieser Vorgang nun noch weiter gegangen.

Die Brutknospe von Marchantia und Lunularia kann auch als einer Schleimpapille homolog betrachtet werden. Solche Schleimpapillen finden sich an den Vegetationspunkten der Brutknospen ursprünglich auf beiden Seiten. Später werden sie auf der Oberseite unterdrückt, auf der Unterseite des Thallus durch die aus ihrer Weiterentwicklung hervorgegangenen Schuppen ersetzt. Diese Verteilung steht offenbar mit der stark ausgeprägten Dorsiventralität des Thallus im Zusammenhang; bei Jungermanniaceen mit weniger stark dorsiventral gebautem Thallus, wie z. B. Pellia, finden wir Schleimhaare auf beiden Seiten des Thallus. „Potentia" sind sie auch bei den Marchantiaceen auf der Oberseite vorhanden, und tatsächlich entwickeln sich auch auf dieser unter bestimmten Umständen die ihnen homologen Schuppen.

---

1) Organographie, pag. 355.

so z. B. bei der Bildung der Archegoniophoren an Plagiochasma u. a., ebenso bei der Bildung der Brutknospenbecher. Nur entwickeln sich von den hierbei auftretenden Papillen nur eine Anzahl zu Schleimpapillen, die andern zu Brutknospen. Diese erfahren die Ausbildung zur Keimscheibe aber nicht wie bei Riella relativ spät und nur in einem Teile der Brutknospe, sondern sofort und vollständig. Wir können also die Marchantiaceenbrutknospen als eine Weiterentwicklung der Riellabrutknospen betrachten, eine Weiterentwicklung, welche nicht im phylogenetischen Sinne aufgefaßt zu werden braucht. Beide stimmen darin überein, daß sie je zwei Pflanzen den Ursprung geben können, beide sind auch ausgerüstet mit Rhizoidinitialen, beide sind ferner in ‚Profilstellung' entwickelt. Man kann dieser Darlegung entgegenhalten, daß ja bei andern Lebermoosen, z. B. Lejeuniaarten, Aneura u. a. Brutknospen auftreten, welche sicher nicht Schleimpapillen homolog sind. Indes bezieht sich meine Ausführung nur auf die Brutknospenbildung in der Riella-Marchantiaceen-Reihe und für diese scheint sie mir eine natürliche und ungezwungene Auffassung der sonst morphologisch rätselhaften Brutknospenbildung zu ergeben.

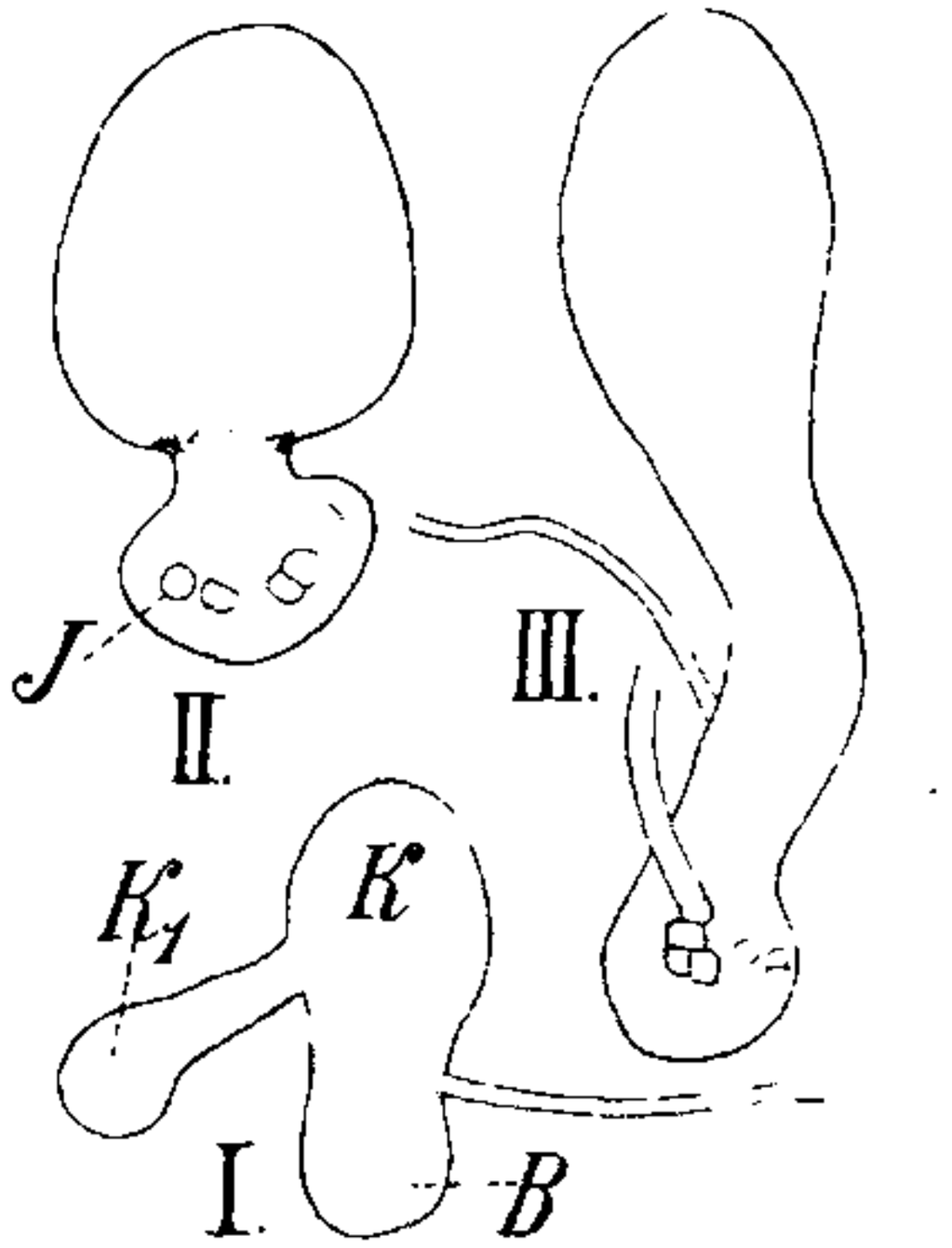


Fig. 6. I. Riella Battandieri. Brutknospe, welche ohne Streckung des zwischen der Keimscheibe *A* und dem Blatteile *B* gelegenen Teiles eine sekundäre Keimscheibe A_1 erzeugt hat. II R helicophylla. Brutknospe mit eingezeichneten Rhizoidinitialen (*J*). Die Punktierung deutet die Lage der embryonalbleibenden Zone an. III. Ausgekeimte Brutknospe mit „Stiel".

Von Interesse ist auch die Keimung der Riella-Brutknospen, deren Betrachtung die Bezeichnung Keimscheibe für einen Teil des Brutknospenkörpers rechtfertigen wird.

Ebenso wie die aus der Sporenkeimung hervorgegangene Keimscheibe (vergl. Fig. 4, Flora, Bd. 97, Pag. 196) hat die der Brutknospe an ihrer Basis eine interkalare Zone, welche meristematisch tätig ist: aus ihr kann ein zuweilen ziemliche Länge erreichender „Stiel" hervorgehen, der neue Rhizoiden entwickelt (Fig. 8, III). Die meristematische Zone ist in Fig. 6, II durch Punktierung angedeutet. Es sei dazu bemerkt, daß ursprünglich die Einschnürungsstelle ganz aus embryonalen

Zellen besteht, die dann aber später gegen die Basis (den Blatteil) hin in den Dauerzustand übergehen.

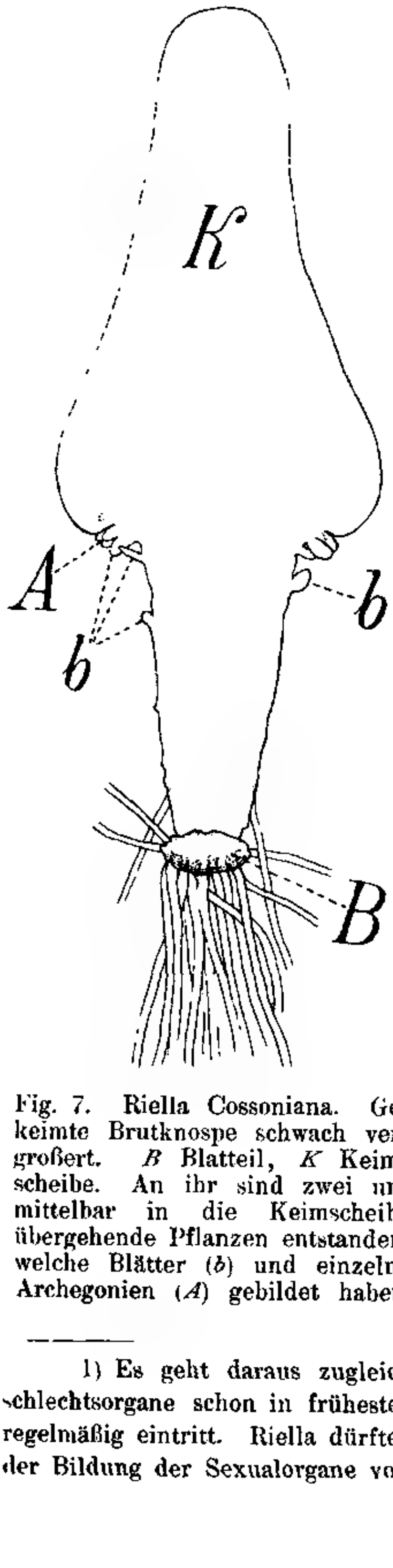


Fig. 7. Riella Cossoniana. Gekeimte Brutknospe schwach vergroßert. *B* Blatteil, *K* Keimscheibe. An ihr sind zwei unmittelbar in die Keimscheibe übergehende Pflanzen entstanden, welche Blätter (*b*) und einzelne Archegonien (*A*) gebildet haben.

Die Entstehung der Pflanze an der Keimscheibe kann verschieden vor sich gehen. Unter günstigen Bedingungen so wie bei der Keimpflanze, unter ungünstigen abnorm, d. h. so wie es Solms-Laubach bei seinen Keimpflanzen von R. Parisii beschrieben hat. Wir wollen daher den ersten Keimungsmodus den normalen, den zweiten den Solms'schen nennen. Es dürfte sich nunmehr aus dem Folgenden ergeben, wie die Verschiedenheit zwischen den Angaben von Solms (vgl. Arch. Studien XI) und denen von Porsild und mir eigentlich zustande kam. Beim normalen Keimungsvorgang entsteht der Vegetationspunkt der jungen Pflanze genau so, wie dies früher für R. helicophylla u. a. beschrieben wurde, also so, daß der Flügel der Keimpflanze sich unmittelbar in der Keimscheibe fortsetzt. Dabei entwickelten sich bei R. Cossoniana fast ausnahmslos in den kräftigen Kulturen, denen sterilisierter Lehm als Unterlage gegeben wurde, Doppelpflänzchen. Ein solches ist in Fig. 7 abgebildet. Die beiden Pflänzchen haben schon Blätter entwickelt, ja es sind an ihnen sogar schon Geschlechtsorgane (Archegonien *A*, Fig. 7) aufgetreten[1]), obwohl ihr „Flügel" noch unmittelbar in die Keimscheibe *K* übergeht. Sie sind von etwas ungleicher Entwicklung, das links ist weiter fortgeschritten als das rechts, die Blätter des ersteren reichen demgemäß auch etwas

1) Es geht daraus zugleich hervor, daß auch Riella dazu befähigt ist, Geschlechtsorgane schon in frühester Jugend hervorzubringen, was bei Sphaerocarpus regelmäßig eintritt. Riella dürfte für experimentelle Studien über die Abhängigkeit der Bildung der Sexualorgane von äußeren Faktoren günstig sein.

weiter herunter als die des letzteren. Daß, wie dies früher (a. a. O.) ausgeführt wurde, die Keimscheibe direkt in die junge Pflanze übergeht, tritt hier ungemein klar hervor. Fig. 8 zeigt eine ältere Doppelpflanze, welche schon Sporogonien entwickelt hat; die Keimscheibe *(K)* ist auch hier noch deutlich erkennbar.

Bei der Solmsschen Keimungsweise ist die Entstehung der Pflanze

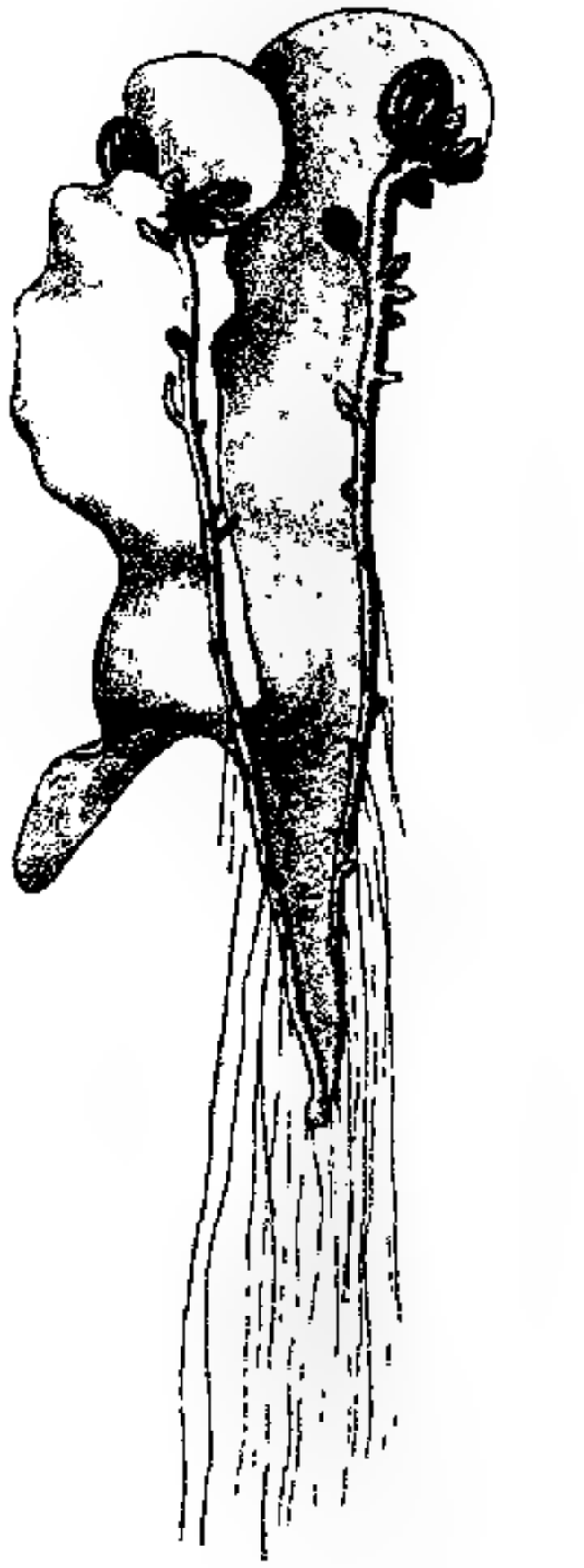


Fig. 8. Riella Cossoniana. Aus Brutknospenkeimung hervorgegangenes Doppelpflänzchen. links unter der Mitte die Keimscheibe, in welche die Flügel beider Pflanzen (welche schon fruktifizieren) übergehen.

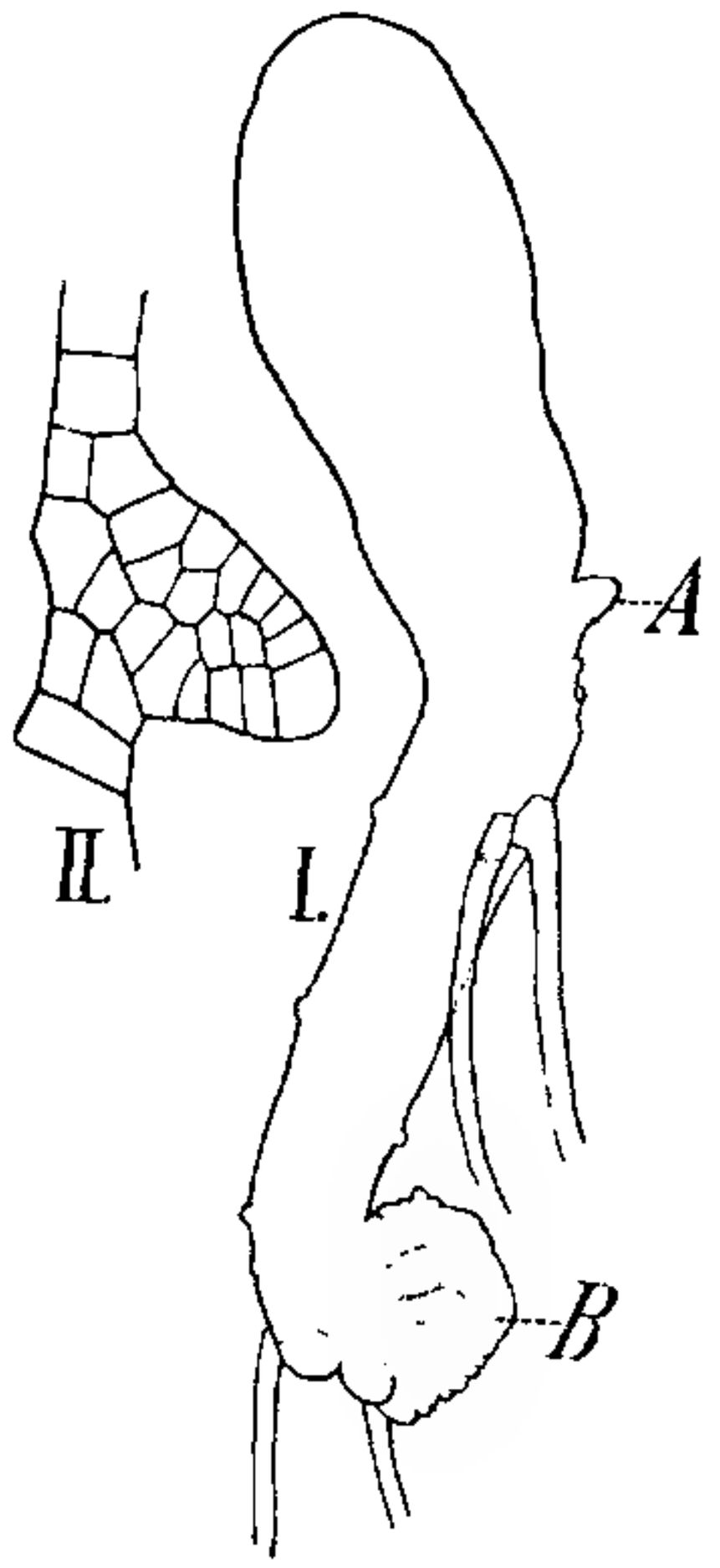


Fig. 9. I. Riella Cossoniana. Keimung einer Brutknospe unter kümmerlicher Ernährung. Bei *A* Neubildung, welche in II stärker vergrößert ist.

an der Keimscheibe scheinbar eine andere. Diese Entstehungsweise fand sich in einer viel weniger gut ernährten und deshalb kümmerlich wachsenden Kaolinkultur. Daß die Kaolinkultur eine unter ungünstigeren Ernährungsverhältnissen entwickelte war, sprach sich auch darin aus, daß die Rhizoidinitialen des Blatteils der Brutknospen meist nicht zu Rhizoiden auswuchsen, sondern diese sich erst an dem stielartigen

Teile der Keimscheibe entwickelten; die Hemmung in der Entwicklung trat also schon hierin hervor. Die Hauptverschiedenheit bestand aber darin, daß in der Kaolinkultur die Keimscheiben sich nicht direkt zu neuen Pflanzen weiter entwickelten, sondern an ihnen Neubildungen auftraten. Daß diese unter ungünstigen Ernährungsbedingungen an den aus der Sporenkeimung entwickelten Keimscheiben sich bilden können, wurde im Abschnitt XI dieser Studien gezeigt. Es wurde dort u. a. das Auftreten sekundärer Keimscheiben an den primären beschrieben. Solche bilden sich auch bei der Brutknospenkeimung und zwar stets an der Keimscheibe, nie an dem Blatteil. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß auch der letztere, etwa nach Entfernung oder Inaktivierung der Keimscheibe, regenerationsfähig ist, aber es wurden keine Versuche zur Beantwortung dieser Frage angestellt. Die Neubildungen von der Keimscheibe können bald früher, bald später auftreten.

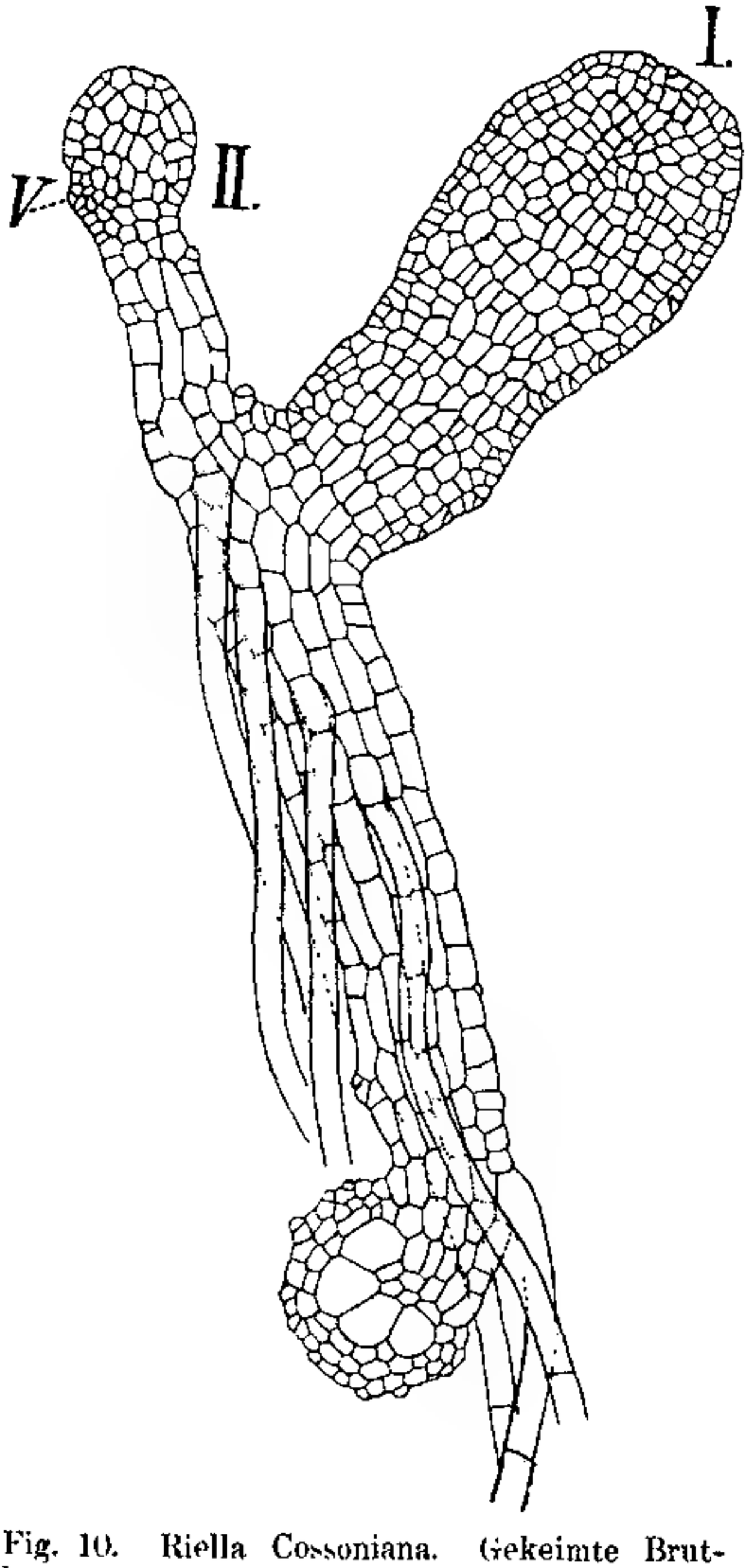


Fig. 10. Riella Cossoniana. Gekeimte Brutknospe, stark vergr. I. Primäre, II. sekundäre Keimscheibe, bei *V* Stelle an der der Vegetationspunkt der beblätterten Pflanze entstehen würde.

In Fig. 6, I ist z. B. eine Keimscheibe *K* abgebildet, deren schmälerer unterer Teil sich noch kaum verlängert hatte, und an der trotzdem eine sekundäre Keimscheibe (K_1) aufgetreten war. In Fig. 9, I dagegen war der Stielteil schon bedeutend herangewachsen, als die Neubidung *A* auftrat (sie ist in Fig. 9, II stärker vergrößert dargestellt; man kann hier eine zweischneidige Scheitelzelle

konstruieren, welche in anderen Fällen sicher nicht vorhanden ist). Es können die Neubildungen auch dann eintreten, wenn schon die ersten noch rudimentären Blättchen angelegt waren.

Diese Neubildungen sind stets neue Keimscheiben, deren Ausbildung meist die erste Keimscheibe veranlaßt, sich zur Seite zu biegen. So z. B. bei der in Fig. 10 abgebildeten Keimscheibe. Aus der Keimscheibe I ist hier die Keimscheibe II hervorgesproßt, welche bei *V* einen Meristemkomplex zeigt. Wenn die sekundäre Keimscheibe frühzeitig zur Bildung von Pflanzen übergeht, so kann dies, namentlich wenn die Pflanze nur auf einer Seite der Keimscheibe entsteht (Fig. 11), so aussehen, als ob diese Pflanze seitlich aus der primären Keimscheibe hervorgesproßt wäre.

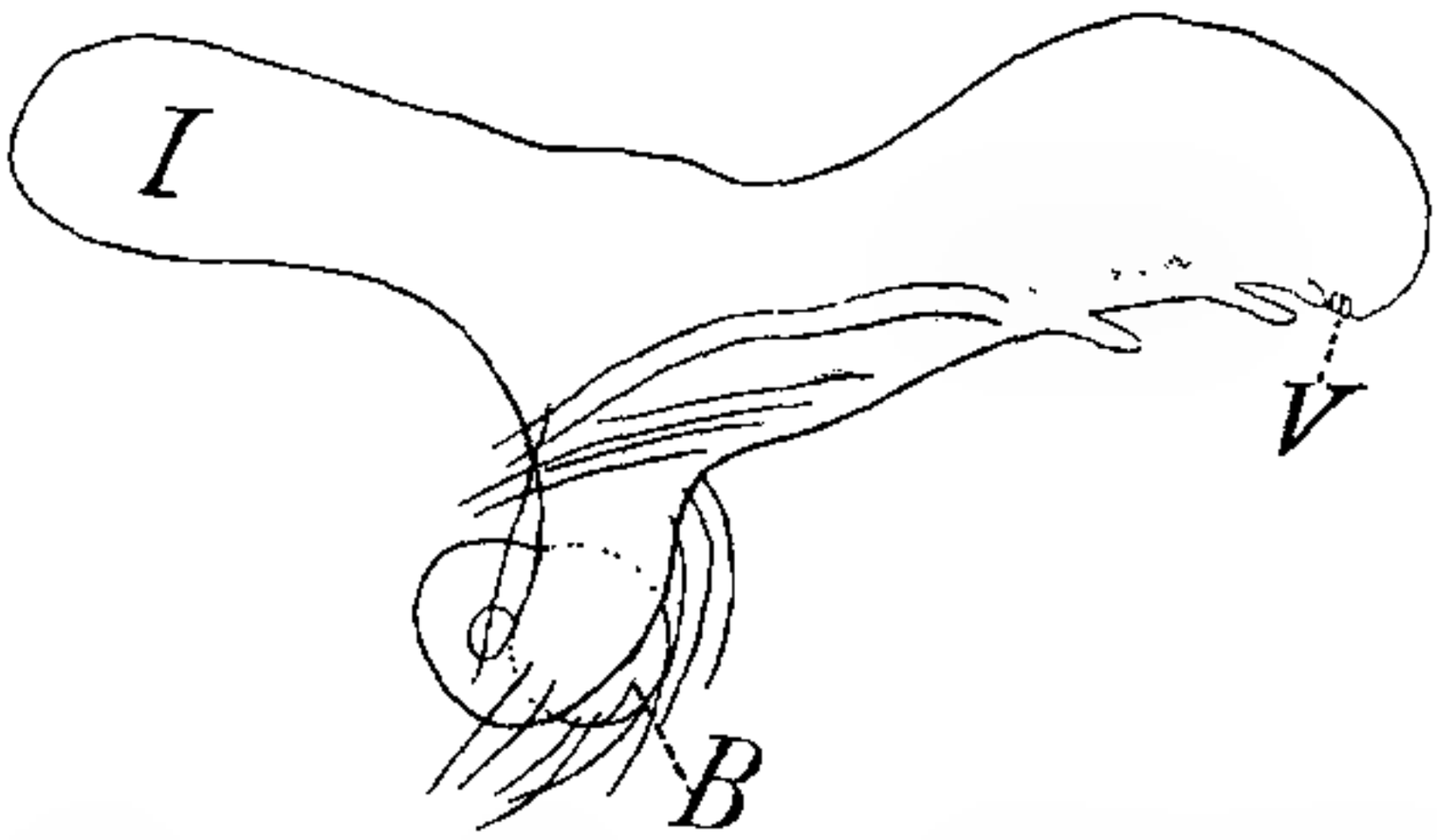


Fig. 11. Riella Cossoniana. Gekeimte Brutknospe mit scheinbarer seitlicher Neubildung einer Pflanze. *I* Keimscheibe, *B* Blatteil der Brutknospe. An dieser ist eine sekundäre Keimscheibe entstanden, welche eine Pflanze gebildet hat, deren Vegetationspunkt bei *V* liegt. Darunter einige Blätter.

Wenn man diese Abbildung vergleicht mit der von Solms-Laubach[1]) für die Keimung von R. Parisii (= R. Clausonis) gegebenen, so wird die Übereinstimmung wohl ohne weiteres einleuchten.

Es ist also wohl keine allzukühne Hypothese, wenn ich jetzt noch mehr als früher annehme, daß Solms-Laubach bei seiner Riella keine normalen, sondern unterernährte Keimpflanzen vor sich hatte. Ungünstige Ernährungsbedingungen treten bei den Keimlingen von Riella leicht ein, namentlich dann, wenn sie von einer Schicht im Wasser herabgesunkener Teilchen bedeckt werden und aus dieser sich sozusagen erst wieder herausarbeiten müssen. Die Solmsschen Keimpflanzen bildeten meiner Auffassung nach an der primären Keimscheibe neue Keimscheiben aus, an welchen einseitig Pflanzen entstanden. Darauf deutet

1) Bot. Ztg. 1903, Bd. LXI, II. Abt., Fig. 3 auf pag. 195.

auch hin, daß Solms-Laubach „Blätter" nur am Vegetationspunkte zeichnet. Diese müßten aber, wenn das ganze aus der Keimpflanze hervorgegangene Gebilde eine Pflanze wäre, viel weiter nach unten hin vorhanden sein. Nach dem soeben ausgeführten handelt es sich aber nicht, wie Solms-Laubach annahm, um eine Pflanze, sondern um eine sekundäre Keimscheibe + einer an dieser entstandenen Pflanze. Es wird so leicht erklärlich, wie Solms-Laubach veranlaßt werden konnte, die interkalare Lage des Vegetationspunktes u. a. in Abrede zu stellen. Näher darauf einzugehen, dürfte kaum erforderlich sein. Erwähnt sei aber noch, daß die früher von mir gegebene Abbildung (Flora, 77. Bd. 1893, Tafel II Fig. 1) von Riella Battandieri, welche eine aus einem „Zellkörper" entspringende Zellfläche darstellte, sich unzweifelhaft — wie auch schon von Howe und Underwood vermutet worden ist — auf eine gekeimte Brutknospe bezieht. Da ich damals nur Alkoholmaterial zur Verfügung hatte, war ich nicht imstande, die Brutknospenbildung, die bei den von uns untersuchten Arten nicht ständig, sondern — wahrscheinlich abhängig von äußeren Einflüssen — nur zeitweilig auftritt, nachzuweisen. Man kann übrigens an der genannten Abbildung in dem Blatteil die Rhizoidinitialen angedeutet sehen. Ebenso kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die von Howe und Underwood angeführte Abbildung Trabuts von Riella Cossoniana gleichfalls auf eine Brutknospe sich bezieht. Bei Riella Clausonis konnte Brutknospenbildung bis jetzt nicht beobachtet werden; bei der großen Übereinstimmung in ihrer Organisation, welche alle Riellaarten zeigen, ist man indes geneigt, anzunehmen, daß sie auch alle Brutknospen zu bilden imstande seien.

Freilich ist es ja auch möglich, daß die Fähigkeit, Brutknospen zu bilden, nur bei einem Teil der Arten aufgetreten ist. Auch bei Marchantia z. B. ist — soweit mir bekannt — die Brutknospenbildung nicht bei allen Arten nachgewiesen.

Bei Riella stellt sie jedenfalls ein recht ausgiebiges Vermehrungsmittel dar, da die Brutknospen ja von Anfang an im Wasser sich ausbilden und durch Wasserströmungen leicht verbreitet werden können. Dazu kommt die Leichtigkeit mit der Riella, wie früher gezeigt wurde, Adventivsprosse bildet. Trotz ihrer zarten Organisation ist also Riella vorzüglich ausgerüstet, selbst dann sich zu erhalten und zu vermehren, wenn sie nicht zur Sporenbildung gelangen sollte, was namentlich bei den diöcischen Arten leicht eintreten kann. Das Vorkommen von Brutknospen bei der monoecischen R. Battandieri zeigt aber, daß die Brutknospenbildung sich nicht etwa zur Sicherung des Bestandes diöcischer Arten entwickelt haben kann.

2. Schließlich mag

die systematische Stellung

von Riella und ihren nächsten Verwandten (Sphaerocarpus und Geothallus) hier noch erörtert werden.

Bekanntlich teilt man die Lebermoose meist in drei Reihen: die der Marchantiales, der Jungermanniales und der Anthocerotales ein. Da die letzteren bezüglich der Verwandtschaft mit Riella von vornherein ausscheiden, kann es sich nur fragen, ob die Riellen einer der beiden andern Reihen anzugliedern oder als vereinzelt stehende Gruppe zu betrachten sind.

Leitgeb[1]) neigte entschieden zu der Ansicht hin, daß die Riellen den Jungermanniaceen zuzuzählen seien. Er führt als Grund dafür an: für Riella den aufrechten Wuchs und die scharfe Trennung zwischen Blatt und Stamm, den Mangel der Zäpfchenrhizoiden und namentlich den Aufbau des Embryos aus Querscheiben, welcher an Fossombronia erinnert.

Die dem Habitus entnommenen Gründe können um so weniger in das Gewicht fallen, als sie nur auf Riella, nicht aber die mit ihr doch unzweifelhaft nahe verwandten Gattungen Sphaerocarpus und Geothallus passen. Für die Entwicklung der Schuppen auf der Thallusunterseite zu ‚Blättern' bietet aber Riccia natans ohne weiteres ein Gegenstück. Den „aufrechten Wuchs" aber finden wir, wie erwähnt, auch bei den Brutknospen von Marchantia. Die Rhizoidenfrage soll unten besprochen werden.

Der Aufbau des Embryos weicht nicht prinzipiell von dem solcher Marchantiaceen ab, welche wie Targionia durch schlanke Embryonen ausgezeichnet sind; die Regel, daß bei den Marchantiaceen die erste Wand schief zur Archegonachse, bei den Jungermanniaceen zu dieser senkrecht gestellt sei, ist keine durchgreifende. „Leitgeb findet in dieser Übereinstimmung (— von Sphaerocarpus und Riella mit den Jungermanniaceen-Embryonen —) eine wirkliche Annäherung an die Jungermanniaceen. Allein schon die Tatsache, daß bei ganz unzweifelhaften Marchantiaceen wie Reboulia und Targionia dasselbe vorkommt, nämlich die Bildung mehrere übereinander liegender Stockwerke vor dem Eintreten der Quadrantenbildung, läßt die Leitgebsche Parallelisierung als unhaltbar erscheinen"[2]). Außerdem würde das

1) Leitgeb, Unteruschungen über die Lebermoose 1879, Bd. IV, pag. 7.

2) Goebel, Zur Embryologie der Archegoniaten in Sachs Arb. a. dem botan. Institut in Würzburg 1880, Bd. II, Heft 3, pag. 440. — Eine Abbildung eines Targionia-Embryos (welche meine a. a. O. gemachten Angaben bestätigt) findet sich z. B. bei Campbell, mosses and ferns II. ed., Fig. 21 B. Ähnlich verhält sich auch Fegatella (vergl. Bolleter, Fegatella conica, Inaug.-Diss., Zürich 1905, Textfig. 10).

Herausgreifen eines einzigen Merkmales doch kaum entscheidende Bedeutung haben. Es seien deshalb die Gründe, welche für die Stellung der Riellaceen zu den Jungermanniales sprechen, hier in Zusammenstellung angeführt.

A. Gametophyt.

1. Der Bau der Ölzellen ist ein solcher, wie er zwar bei Marchantiaceen, nicht aber bei Jungermanniaceen vorkommt. Letztere zeigen die Ölkörper im Zellinhalt verteilt oder falls nur ein Ölkörper vorkommt, liegt er doch in einer Zelle, die nicht ausschließlich nur der Sekretbildung dient; erstere bilden ganze Zellen zu Sekretbehältern aus.

2. Die Ausbildung der Schuppen des Thallus zu chlorophyllhaltigen Assimilationsorganen findet sich (etwa abgesehen von der auch sonst eine Sonderstellung einnehmenden Gattung Blasia) bei keiner Jungermanniacee, wohl aber z. B. bei der Wasserform von Riccia (Ricciocarpus) natans. Sie hängt wohl mit Beleuchtungsverhältnissen zusammen; bei einem der Erde angeschmiegten Thallus ist eine solche Ausbildung von vornherein nicht zu erwarten. Indes tritt sie auch nicht ein z. B. bei den Wasserformen von Pellia.

3. In der Brutknospenbildung von Riella treten, wie oben nachgewiesen, bedeutsame Analogien mit der bei Marchantia und Lunularia bekannten hervor.

4. Die Umhüllung der Archegonien durch Einzelhüllen findet sich bei Riella ebenso wie bei Marchantia und Preissia, aber bei keiner Jungermanniacee in derselben Weise.

5. Die Keimscheibenbildung bei Sphaerocarpus stimmt mit der der Riccien und Marchantiaceen überein, bei keiner Jungermanniacee ist Ähnliches bekannt; Riella stimmt, wie früher nachgewiesen, mit Sphaerocarpus überein, nur daß die Keimscheibe vertikal steht.

B. Sporophyt.

6. Die sterilen Zellen (Nährzellen) im Innern der Kapseln finden sich zwar bei Gliedern der Marchantiaceenreihe (Corsinia), aber bei keiner Jungermanniacee. Auch sind bei diesen keine Formen bekannt, welche ganz unverdickt bleibende Kapselwandzellen besitzen, wohl aber bei den Marchantiaceen (z. B. Corsinia).

Früher [1]) glaubte auch ich die Riellen als „Anelatereen" der Jungermanniaceenreihe angliedern zu sollen, übrigens unter Hervorhebung ihrer Sonderstellung.

---

1) Goebel, Die Muscineen in Schenks Handbuch d. Botanik 1881, Bd. II, pag. 363.

Dieselbe Stellung nehmen sie auch in der neuesten Bearbeitung der Bryophyten ein[1]).

Indes erscheint mir, wie ich schon früher hervorhob[2]), jetzt sicher gestellt zu sein, daß die Riellaceen in die Marchantiaceenreihe zu stellen sind. Man kann dagegen nicht mehr einwenden, daß der anatomische Bau des Thallus, der für diese Reihe so charakteristisch ist, sich bei den Riellen nicht finde. Denn wir wissen, daß auch bei typischen Marchantiaceen, welche im Wasser, bzw. an sehr feuchten Standorten leben[3]), der Thallus eine Vereinfachung seines Baues zeigt; es gibt, wie früher nachgewiesen wurde, z. B. Arten der Gattung Dumortiera, bei welchen die Anlegung der Luftkammerschicht ganz unterbleibt, andere, bei denen diese zwar angelegt war, aber bald der Zerstörung anheimfällt. Auch der Besitz von Zäpfchenrhizoiden ist bei den Marchantiaceen kein allgemeiner, sie fehlen bei Dumortiera und Cyathodium, spezifisch hygrophilen Formen.

Diesen Gründen ließen sich andere anreihen, z. B. die Art und Weise des Antheridienaufbaues. Aber die angeführten genügen, wie mir scheint, vollständig, um zu zeigen, daß die Riellaceen in die Marchantiaceenreihe einzurechnen sind. Dabei ist natürlich nicht zu übersehen, daß die niedrigstehenden Glieder der beiden Reihen (Marchantiales und Jungermanniales) weniger stark voneinander abweichen als die höheren. Es ist nicht notwendig, die Riellaceen als eine in ihrem anatomischen Aufbau reduzierte Marchantiaceengruppe zu betrachten; sie können auch auf einer Stufe der Gewebegliederung stehen geblieben sein, über welche die andern Glieder der Reihe hinausgingen.

Die Marchantiaceenreihe würde also in folgende Gruppen zerfallen: 1. Riccieen, 2. Corsiniaceen, 3. Riellaceen, 4. Marchantiaceen.

Die Riellaceen würden eine den Corsiniaceen nahestehende Seitenreihe darstellen, welche sich nach oben hin nicht weiter entwickelt hat; ihre Angehörigen sind als spezifisch hygrophile Pflanzen auf einer Stufe der Gewebebildung stehen geblieben, welche selbst hinter der der einfach gebauten Riccieen zurückbleibt, während die Sporogongliederung die der Riccien übertrifft. —

Damit mögen diese „Archegoniatenstudien", wenigstens was die Lebermoose betrifft, ihren Abschluß finden.

---

1) D. H. Campbell, The structure and development of Mosses and ferns. II. ed. 1905.

2) Organographie 1900, pag. 259.

3) Auch Geothallus tuberosus (vergl. Campbell, a. a. O.) lebt offenbar an feuchten Standorten, die später austrocknen.

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von **K. Goebel.**

(Mit 10 Abbildungen im Texte.)

18. Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen.

1. Die Droseraceen sind nicht nur physiologisch von großem Interesse — ihre „Insektivorie" ist ja seit lange Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen —, auch in morphologischer Hinsicht zeigen sie manche merkwürdige Eigentümlichkeiten. So, abgesehen von der bei manchen Arten sonderbaren Art des Perennierens, die von Diels entdeckten „Blattrhizoiden" bei Drosera erythrorrhiza u. a. Es kann in dieser Hinsicht auf die treffliche Zusammenstellung von L. Diels in seiner vor kurzem erschienenen Monographie der Droseraceen verwiesen werden[1]). Daß indes die Gestaltungsverhältnisse dieser Gruppe noch keineswegs vollständig bekannt sind, zeigt die hier mitzuteilende Beobachtung an Drosera pygmaea.

Diese in Süd-Australien und Neuseeland heimische kleine Drosera-Art steht im System der Drosera-Arten offenbar ziemlich vereinzelt, sie ist die einzige Vertreterin der von Planchon als „Bryastrum" bezeichneten Sektion. Im Habitus stimmt sie mit den meisten Drosera-Arten insofern überein, als sie Blattrosetten besitzt. Wenig verbreitet ist bei anderen Drosera-Arten dagegen die merkwürdige Schüsselform der Blattscheibe.

Diese Blattscheibe kommt als Assimilationsorgan hier — wenn überhaupt — sehr wenig in Betracht. Sie ist dünn und enthält nur wenig Chlorophyll, auch zeigt die Epidermis nur wenig Spaltöffnungen. Betrachtet man sie von der Fläche, so fällt auf, daß die verhältnismäßig spärlichen Chlorophyllkörper auch sehr blaßgrün gefärbt sind. Sie enthalten allerdings Stärke, aber es fragt sich, ob sie diese als Assimilationsstärke gebildet oder das Material dazu vom Blattstiel zugeführt erhalten haben. Der Blattstiel ist nämlich viel massiger gebaut, enthält zahlreiche Chlorophyllkörper und besitzt viele Spaltöffnungen, die Jodprobe läßt seine überwiegende Bedeutung als Assimilationsorgan gegenüber der Blattspreite deutlich hervortreten. Wir haben hier somit ein ähnliches Verhalten wie bei Dionaea und Aldrovandia, nur daß der Blattstiel in seiner äußeren Gestalt nicht wie bei diesen Droseraceen sich der sonst den Blattspreiten eigenen Gestalt nähert.

---

1) Droseraceae von L. Diels in Engler, Das Pflanzenreich (IV, 112) 1906, Heft 26.

Auch bei einer anderen Lebenserscheinung zeigt sich die Bedeutung der Blattstiele von Dr. pygmaea. Die Pflanze ist trotz ihrer geringen Größe eine perennierende, sie weist eine deutliche Ruheperiode auf. In dieser findet man zwar die Blattstiele noch längere Zeit grün,

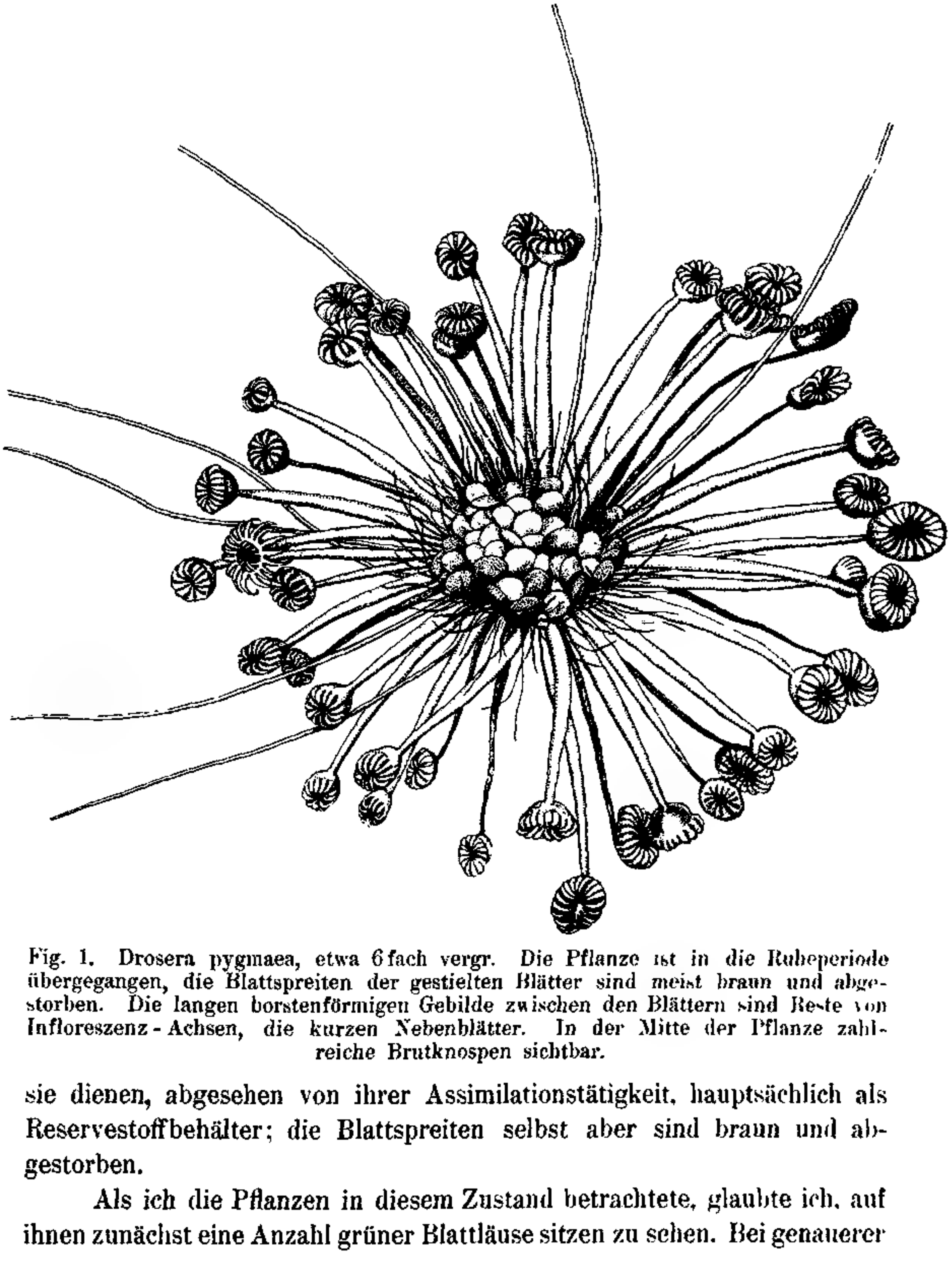


Fig. 1. Drosera pygmaea, etwa 6fach vergr. Die Pflanze ist in die Ruheperiode übergegangen, die Blattspreiten der gestielten Blätter sind meist braun und abgestorben. Die langen borstenförmigen Gebilde zwischen den Blättern sind Reste von Infloreszenz-Achsen, die kurzen Nebenblätter. In der Mitte der Pflanze zahlreiche Brutknospen sichtbar.

sie dienen, abgesehen von ihrer Assimilationstätigkeit, hauptsächlich als Reservestoffbehälter; die Blattspreiten selbst aber sind braun und abgestorben.

Als ich die Pflanzen in diesem Zustand betrachtete, glaubte ich, auf ihnen zunächst eine Anzahl grüner Blattläuse sitzen zu sehen. Bei genauerer

Betrachtung erwiesen sich die scheinbaren Blattläuse als sehr merkwürdige Brutknospen.

Sieht man eine solche, Brutknospen tragende Droserapflanze von oben an, so ergibt sich ein Bild, das einigermaßen an den Brutknospenbecher einer Marchantia erinnert (Fig. 1). Man sieht im Zentrum der Pflanze zahlreiche Brutknospen liegen, von denen die jüngeren einen rein grünen, die älteren einen mehr braunroten Farbenton (neben dem Grün) zeigen. Der becherähnliche Habitus kommt zustande durch die borstenähnlich aufwärtsgerichteten Spitzen der „Stipulae" der Laubblätter. Diese sind weißlich glänzend und ziemlich derb gebaut. Streicht man mit der Hand über eine Pflanze, so werden durch das elastische Zurückschnellen dieser lang hervorragenden Stipularborsten die Brutknospen fortgeschnellt. In der Natur kann dies leicht durch Tiere bewirkt werden. Die Brutknospen sind aber so klein, daß sie auch durch Regen leicht fortgeschwemmt werden können, und das um so mehr, als sie im Wasser (wenigstens eine Zeit) schwimmen, sei es nun, daß sie nicht benetzbar oder spezifisch leichter als Wasser sind.

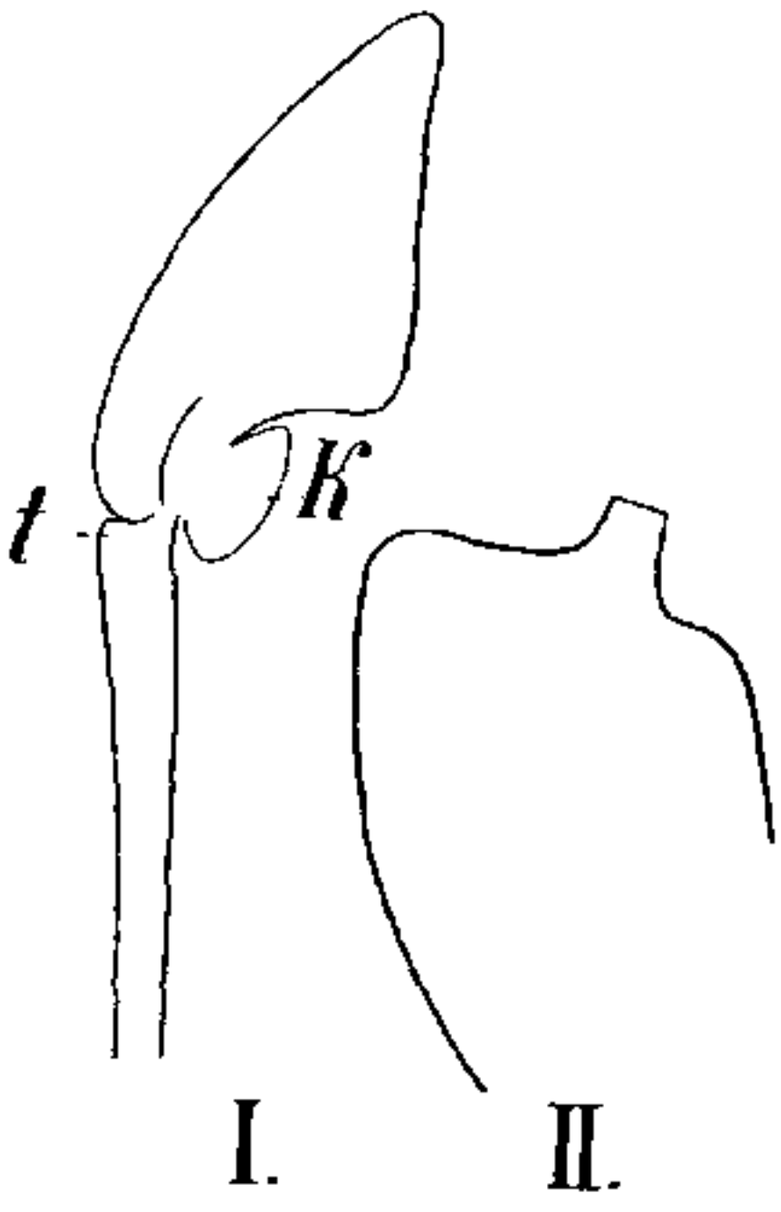


Fig. 2. I. Längsschnitt durch eine Brutknospe mit Stiel, *K* die Knospe, *t* Anschwellung des Stieles. II. Oberer Teil des Stieles, stärker vergr.

Sie stellen Körper von fast herzförmigem Umriß dar, der Längsdurchschnitt betrug im Durchschnitt von 5 Messungen 730 μ, die größte Breite 515 μ.

Die Brutknospen sind dorsiventrale Gebilde. Ihre Unterseite ist flach, ihre Oberseite zeigt an der Basis eine Einsenkung, in welcher die Anlage zu der an der Brutknospe sich entwickelnden Pflanze schon vor dem Abfallen der Brutknospe sichtbar ist. Um diese Einsenkung herum erhebt sich, nach oben hin dicker werdend, ein hufeisenförmiger Wulst, von dem aus nach der Spitze hin das Gewebe der Brutknospe wieder dünner wird (vergl. den Längsschnitt Fig. 2, I).

Der Brutknospenkörper besteht der Hauptsache nach aus chlorophyllhaltigem Gewebe, das sehr reich ist an Stärke (und wohl auch anderen Reservestoffen). Auf beiden Seiten finden sich Spaltöffnungen, und im Innern verläuft von der Ansatzstelle aus ein Leitbündel bis etwa in die Mitte der Brutknospe.

In der Einsenkung an der Basis der Brutknospe befindet sich die Anlage einer neuen Pflanze (*K* Fig. 2). an der man einen unteren, dickeren Teil erkennt, in welchem später die Wurzel entsteht, und einen oberen dünneren, der zum ersten Blatte wird.

Die Keimung der Brutknospen (Fig. 3) kann bei günstigen Wachstumsbedingungen offenbar unmittelbar nach dem Abfallen vor sich gehen. Wenigstens fand ich in der Nähe der Pflanzen keimende Brutknospen verschiedener Entwicklung. Bei Wassermangel werden sie wohl ihre Keimfähigkeit länger behalten.

Es entwickelt sich an der Basis der Brutknospe zunächst ein dem Brutknospenkörper gegenüberstehendes Blatt, dessen Blattfläche schon die Schildform hat, während an der Keimpflanze von Dr. pygmaea das Primärblatt nicht schildförmig ist, also ebenso sich verhält wie die früher[1]) erwähnten Primärblätter von Drosera peltata. Es scheint mir zweifellos, daß die Verschiedenheit in der Blattbildung der Keimpflanzen und der an Brutknospen entstandenen darin liegt, daß den ersteren weniger organische Baustoffe zur Verfügung stehen als letzteren, die sich auf Kosten der in den Brutknospen abgelagerten Reservestoffe ausbilden.

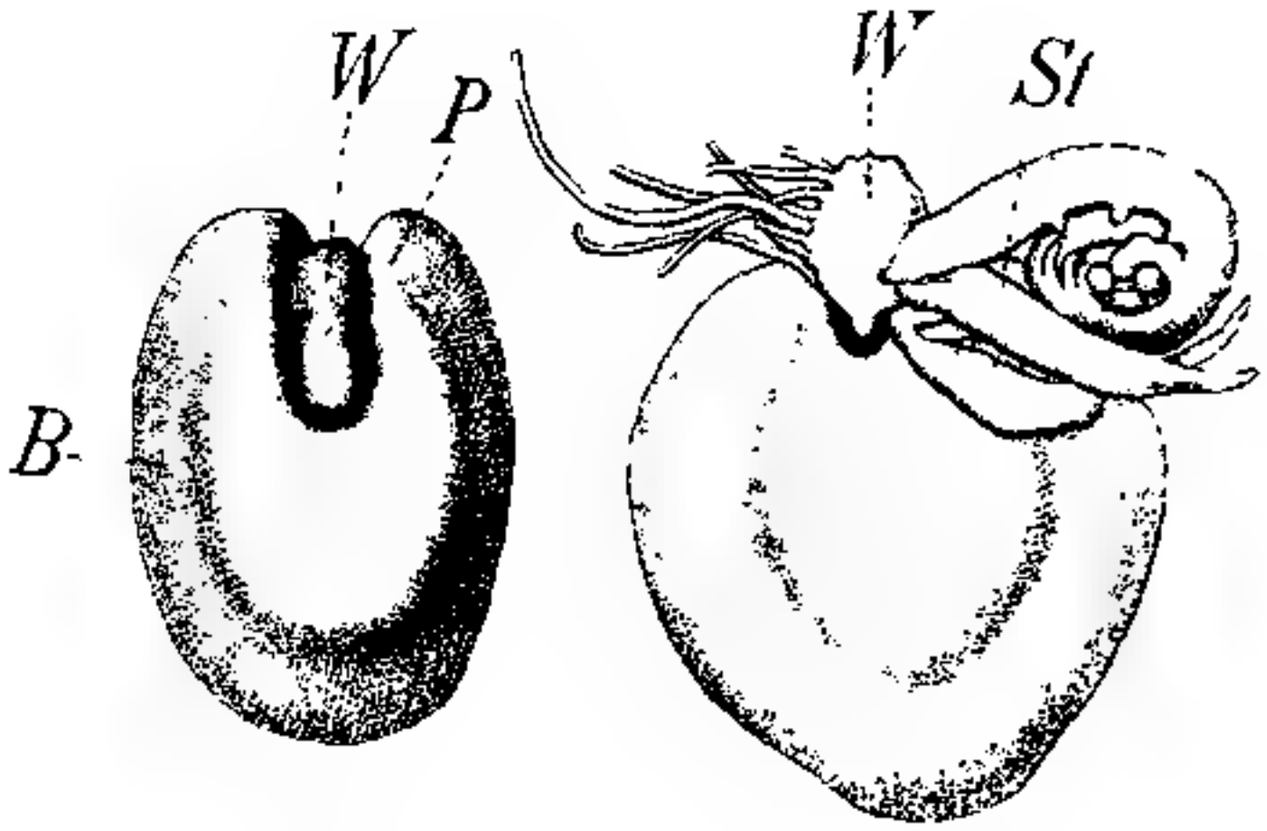


Fig. 3. Links Brutknospe von der *Oberseite*, 45 fach vergr. *W* Basaler Teil der Anlage der jungen Pflanze, aus welchem sich später „Wurzelhaare" und Wurzel entwickeln. Rechts (etwas stärker vergr.) gekeimte Brutknospe. *St* Stipula des ersten Blattes. Beide Brutknospen sind mit dem basalen Teile nach oben orientiert.

An der Basis des ersten Blattes befindet sich ein einseitig entwickelter Gewebehöcker (*W* Fig. 3, 4), welcher „Wurzelhaare" hervorbringt, mittelst deren sich die jungen Pflanzen zunächst im Boden befestigen. Erst später tritt in Verbindung mit diesem Höcker eine Wurzel auf, die mit deutlicher Wurzelhaube und langen Wurzelhaaren versehen ist (Fig. 4).

Die weitere Entwicklung der Pflanze zu verfolgen ist hier nicht erforderlich[2]). Wesentlicher ist die Frage, als was die Brutknospen eigentlich zu betrachten sind, und wie sie entstehen.

---

1) Goebel Pflanzenbiologische Schilderungen II, Tab. 2.

2) Es sei hier nur erwähnt, daß an Brutknospenkeimpflanzen, welche unter-

Jede Brutknospe steht ursprünglich einzeln auf einem hyalinen Stiel, der an der Basis der Brutknospe eingefügt ist; die Seitenteile der Brutknospe erstrecken sich rechts und links noch ein Stück weit über die Ansatzstelle des Stieles hinaus. dieser hat eine deutlich vorgebildete Abbruchstelle. Er ist nämlich unmittelbar unter der Ansatzstelle bedeutend dünner als weiter unten (Fig. 2 II). An Stielen, deren Brutknospen abgefallen sind, sieht man diese verengerte Stelle besonders deutlich. Das Abfallen wird also leicht durch Erschütterungen und andere mechanische

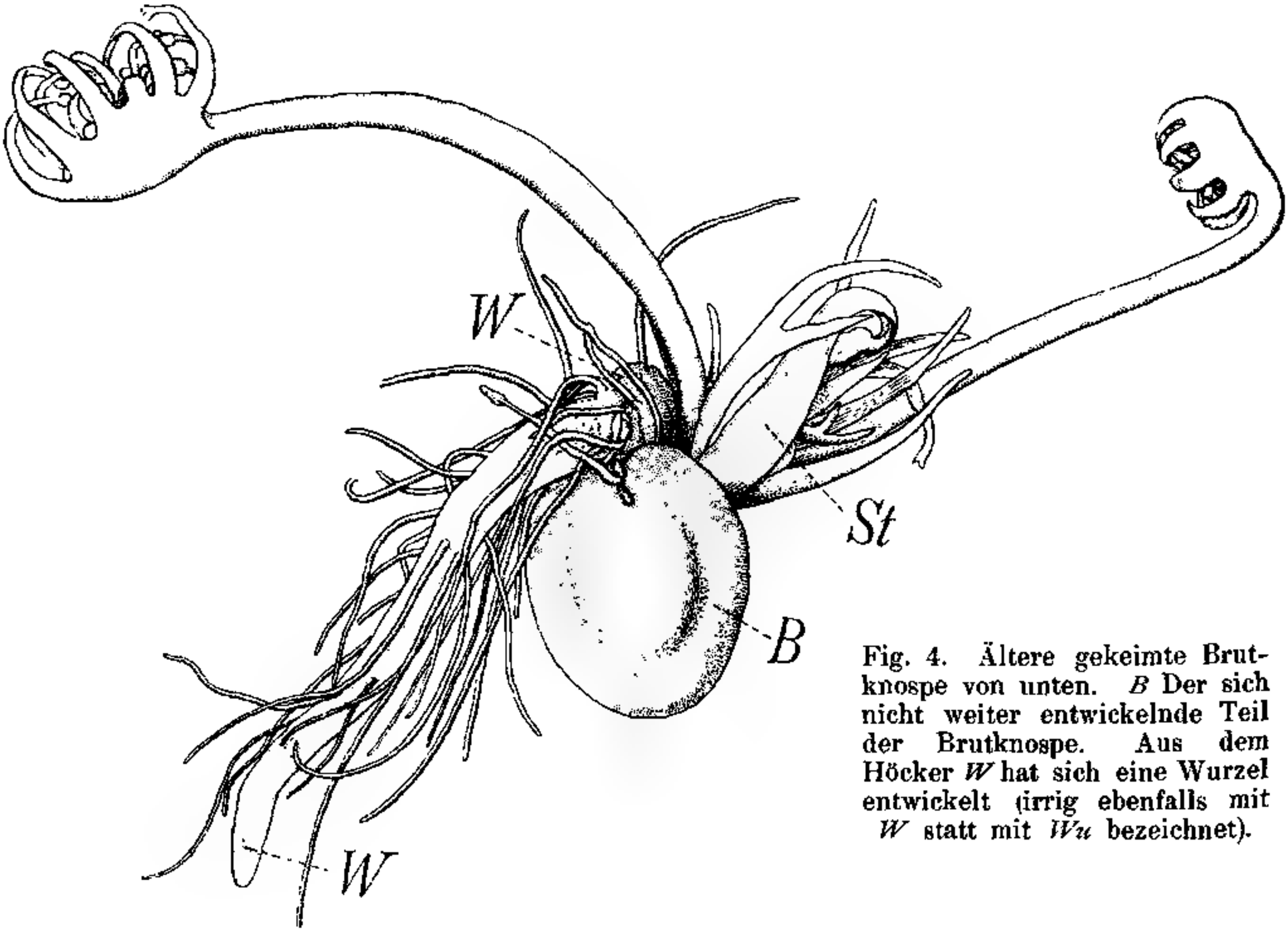


Fig. 4. Ältere gekeimte Brutknospe von unten. *B* Der sich nicht weiter entwickelnde Teil der Brutknospe. Aus dem Höcker *W* hat sich eine Wurzel entwickelt (irrig ebenfalls mit *W* statt mit *Wz* bezeichnet).

Einwirkungen vor sich gehen können. Aber die Brutknospe ist nicht an solche zufällige Einwirkungen für ihre Ablösung gebunden. Wenn man die unter der verdünnten Stelle auf Fig. 2 gelegenen Stielteile betrachtet, sieht man sie prall turgeszierend vorspringen. Die Zellen haben sich gegenüber ihrem ursprünglichen Volumen sehr vergrößert. Sie drücken nun gegen die Brutknospe, mit der sie in Berührung sind, es entsteht eine Spannung im dünnen Stielteil, welche schließlich zu

getaucht sich entwickelt hatten, die Spreite der ersten Blätter verkümmert, der Blattstiel aber wohl entwickelt und grün war. Es waren also hier künstlich „Phyllodien" gebildet worden (Fig. 5).

seiner Durchreißung führen muß. So erklärt es sich, daß man eine große Zahl abgelöster Brutknospen auch an ganz geschützt stehenden Pflanzen antrifft.

Jüngere Stadien der Brutknospen zeigen den Stiel noch sehr kurz, während an der Brutknospe selbst schon die Teile angelegt sind, die im fertigen Zustand hervortreten. Der Stiel erreicht also seine definitive Länge durch interkalare Streckung.

Was die „morphologische Bedeutung" der Brutknospen anbelangt, so scheint mir zweifellos, daß der die Reservestoffe führende annähernd linsenförmige Körper aus einer Blattanlage hervorgegangen ist, auf der sich die Anlage einer Knospe befindet. Darauf deutet schon die Tatsache hin, daß die Brutknospen im Wechsel mit den Laublättern auftreten (Laubblätter, Brutknospen, Laubblätter usw.), ferner die, daß in jede ein, allerdings nicht sehr entwickeltes und im Stiel später oft nur in Gestalt eines engeren Zellstranges kenntliches Leitbündel eintritt. Übrigens ist ja nicht zu verwundern, daß bei der starken Streckungdes Stieles der Gefäßteil des Leitbündels so gedehnt wird, daß er nur noch spurenweise nachweisbar ist.

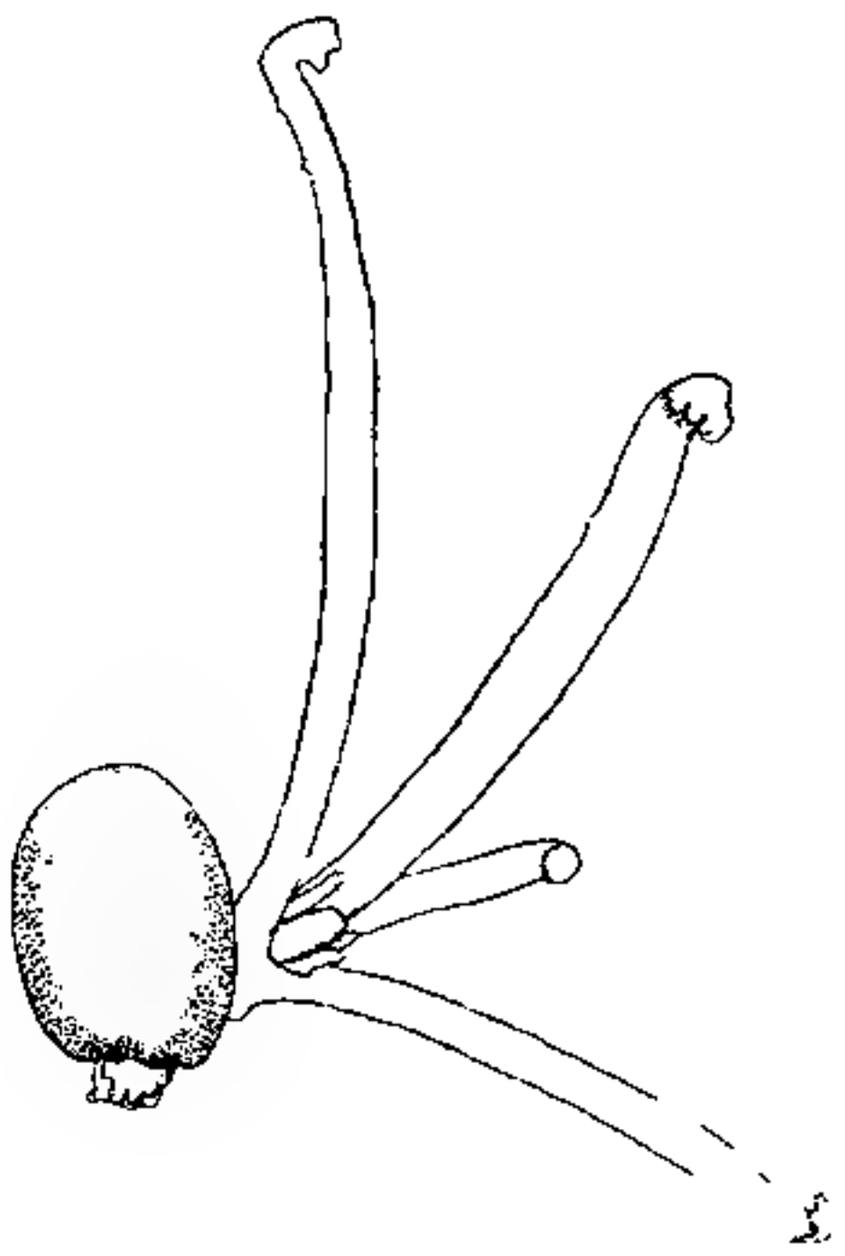


Fig. 5. Junge Pflanze untergetaucht entwickelt. Die Blattspreiten alle verkümmert. Die Blattstiele wohl entwickelt und grün.

Schwieriger ist es, die einzelnen Teile der Brutknospe mit denen des Laubblattes in Übereinstimmung zu bringen.

Zunächst wird man ja geneigt sein, den Brutknospenstiel als dem Blattstiel, den Brutknospenkörper als der Blattspreite entsprechend zu betrachten. Aber abgesehen davon, daß eine solche Annahme sehr wenig dem Verhalten dieser beiden Teile zu einander am Laubblatte entsprechen würde — wie oben erwähnt ist der Blattstiel der Laubblätter massiger entwickelt als die Blattspreite, während es bei den Brutknospen umgekehrt wäre — spricht dagegen die Entwicklungsgeschichte.

Diese zeigt zunächst, daß bei den Brutknospen keine Stipulae entwickelt werden; diese aber treten bei den Laubblättern schon sehr früh auf, zu einer Zeit, in der Spreite und Stiel in der Blattanlage noch nicht als gesonderte Teile hervortreten (vergl. Fig. 6). Auch krümmt sich der obere Teil der Laubblattanlage sehr bald ein, so daß die

Spitze der Blattspreite nach unten gerichtet ist, während die Brutknospe gerade bleibt, ein Stadium, das bei den Laubblättern sehr rasch durchlaufen wird. Die Brutknospenanlage geht also aus einer frühzeitigen Umbildung der Blattanlage hervor. Der Stiel kann dann nicht dem Blattstiel entsprechen, sondern erscheint als eine Neubildung, deren biologische Bedeutung für die Verbreitung der Brutknospen ja klar vor Augen liegt. Will man ein Analogon für die Basis des Laubblattes auffinden, so könnte man sie eher in dem basalen Teil der Brutknospe suchen, in welchem die Knospe liegt.

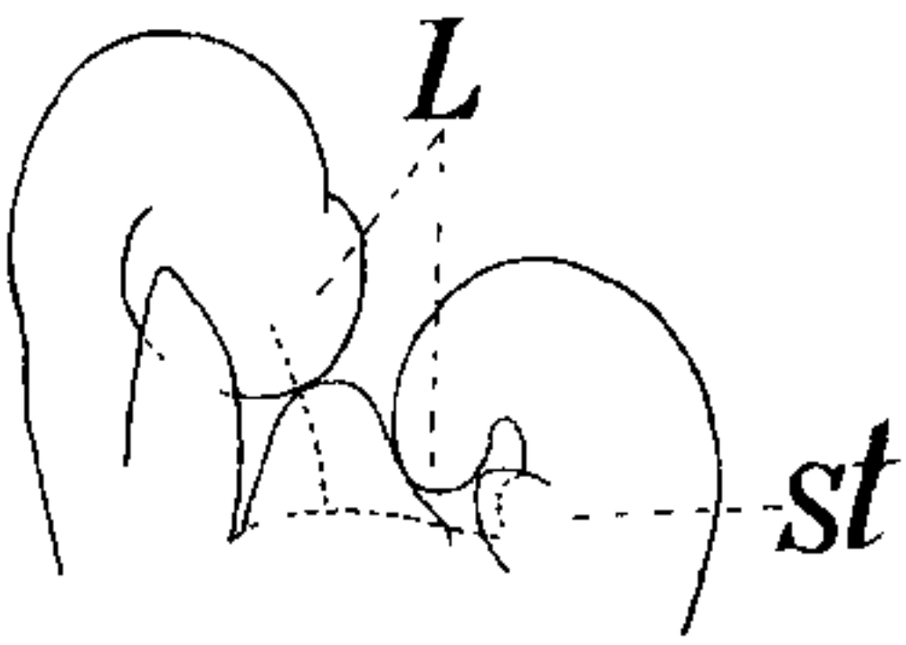


Fig. 6. Blattentwicklung von Drosera pygmaea. An dem flachen Vegetationspunkt (punktiert) befinden sich drei Blattanlagen; eine in der Mitte von der Fläche gesehen ist noch ganz jung, die zweite (rechts) hat schon die Stipulae *st* entwickelt, und die Anlage der Lamina (*L*), welche bei dem dritten Blatte noch deutlicher hervortritt.

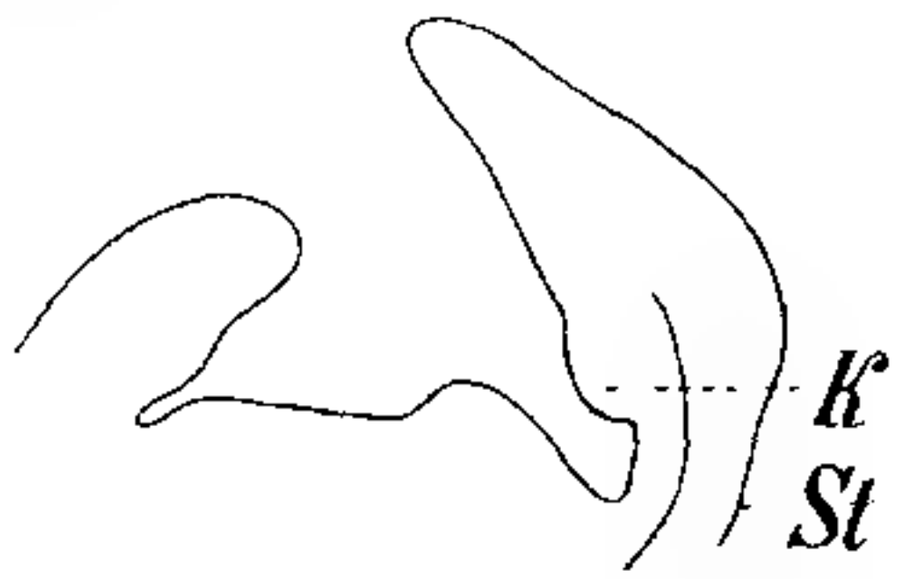


Fig. 7. Längsschnitt durch einen Vegetationspunkt, an welchem Brutknospen entstehen. *St* Stiel, *K* Anlage der jungen Pflanze auf der Brutknospe.

Diese tritt auf der jungen Brutknospenanlage als Zellhöcker frühzeitig auf, und zwar wie Fig. 7 zeigt, an der dem Sproßvegetationspunkt zugekehrten Seite (*K* Fig. 7). Sie ist also jedenfalls blattbürtig. Ob man sie als Achselknospe ansehen will oder als eine Neubildung, scheint mir nicht von großem Belang; auf analoge Fälle wird unten zurückzukommen sein.

Außer den Infloreszenzen habe ich bei Drosera pygmaea keine Achselknospen beobachtet; es scheint mir aus diesen wie aus anderen Gründen einfacher, die Knospen als Neubildungen, die nicht aus einer Umbildung gewöhnlicher Achselknospen hervorgingen, zu betrachten. Wir wissen ja, daß „Adventivsprosse“ auf Blättern verschiedener Droseraarten leicht entstehen, wenn sie abgetrennt sind, ebenso wie dies bei Utriculariaarten, Begonia u. a. der Fall ist. Wie früher gezeigt wurde, kann man auch an nicht abgetrennten Utricularia- und Begoniablättern blattbürtige Sprosse hervorrufen, und bei einigen Utricularia- und Begoniaarten geschieht dies auch ohne äußeren Eingriff. Ähnlich würde sich also Drosera pygmaea verhalten, nur daß hier die Knospenbildung in einem sehr frühen Stadium auftritt. Dazu kommen die merkwürdigen Einrichtungen für Stoffspeicherung, Ablösung und Ver-

breitung der Brutknospen. Die Zweckmäßigkeit dieser Einrichtungen kann nun nicht verhindern, sie als notwendige Folgen der bei der Brutknospenbildung — gegenüber der Laubblattbildung -- eintretenden stofflichen Veränderungen zu betrachten, wenn wir auch derzeit außer Stande sind zu sagen, worin diese bestehen. Jedenfalls findet die Brutknospenbildung nur statt, wenn die Planze reich ist an Assimilaten, also gegen Schluß der Vegetationsperiode. An den kultivierten Pflanzen begann die Brutknospenbildung in der zweiten Hälfte des Oktober. Sie setzt ein zu einer Zeit, zu welcher die Entwicklung gewöhnlicher Blätter noch nicht abgeschlossen ist. Man findet also außerhalb der Brutknospen noch unentfaltete Blätter, deren Spreiten dann bei den beobachteten Exemplaren vertrockneten.

Übergangsbildungen zwischen Blättern und Brutknospen kamen nicht zur Beobachtung.

Es wurde bei der Besprechung der Brutknospenentwicklung erwähnt, daß die eigentliche Knospe hier nicht axillär, sondern auf der Fläche des umgebildeten Blattes auftritt. Somit schließt sich der Fall an dem für die „epiphylle" Infloreszenz von Dulongia früher beschriebenen [1]. Es wurde dabei versucht, zu zeigen, daß zwischen axillärer und blattbürtiger Knospenentstehung sich Übergänge finden, wie denn auch axilläre und Adventivknospen sich nur durch äußerliche Merkmale (die verschiedene Stellung) voneinander unterscheiden.

2. Es mag gestattet sein, hier auf einige Fälle blattbürtiger Knospen bei Monokotylen hinzuweisen, für die eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung sehr erwünscht wäre. Fig. 8 stellt ein Blatt von Allium magicum dar, einer Pflanze, von welcher ich durch die Güte von Prof. Trabut in Algier eine Zwiebel erhielt. Das Blatt selbst, das sich im Februar 1906 entwickelt hatte, war 25,5 cm lang, ein Laubblatt von der Gestalt der gewöhnlichen Allium nigrum-Blätter: auch im anatomischen Bau zeigte sich nichts abweichendes. An seinem Ende befand sich ein rinnenförmiger verschmälerter Fortsatz und auf diesem an der kapuzenförmig umgebogenen Spitze eine Zwiebel, ebenso verhielten sich die Blätter, deren Spitzen in Fig. 8 II und III abgebildet sind. Ähnliche zwiebeltragende Blätter, nur keine Laubblätter, sondern unterirdische Nichtblätter fanden sich an Zwiebeln von Allium nigrum (Fig. 9) (zu welchem A. magicum wohl mit Recht gestellt wird), an Exemplaren aus Sizilien, welche ich Herrn Dr. Roß verdanke. Zu einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung reichte das Material nicht aus. Man wird

1) Goebel, Organographie der Pflanzen 1898–1901, pag. 622.

zunächst geneigt sein, anzunehmen, das Blatt, an dessen Spitze die Knospe steht, sei dessen Deckblatt, auf welches die Achselknospe „verschoben“ sei. Möglicherweise ist es aber auch ein Blatt der Knospe selbst; bei dieser müßte dann der untere Teil, der eigentlich der Sproßachse nebst der Blattinsertion entsprechen würde, sich ganz als Blatt, also unter Unterdrückung der Sproßcharaktere ausgebildet haben. Wir würden ein Bild dieses Vorganges erhalten, wenn wir z. B. annehmen würden, es habe sich bei der Infloreszenz am Spathiphyllum plathyspatha[1]) auch der Stiel der Infloreszenz wie ein Blatt entwickelt. Darauf deuten wenigstens Abbildungen hin, welche vor langer Zeit (Germain de St. Pierre gegeben hat[2]). Wer, wie der Verfasser, der Ansicht ist, daß auch in der Morphologie „*Πάντα ῥεῖ*“, wird dies nicht für unmöglich halten. Wer solche Ketzerei auch als Hypothese verabscheut, möge festzustellen suchen, wie die merkwürdige Knospenbildung zustande kommt!

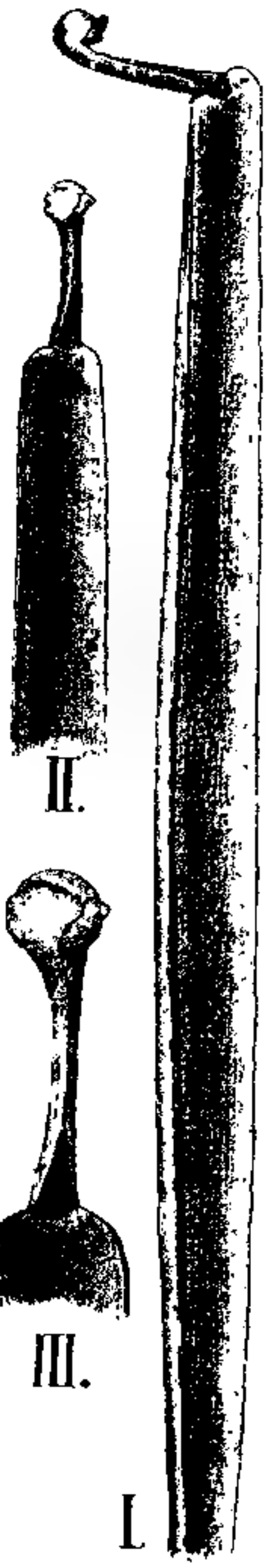


Fig. 8. Allium magicum. Laubblatt mit brutknospentragendem Endteil.

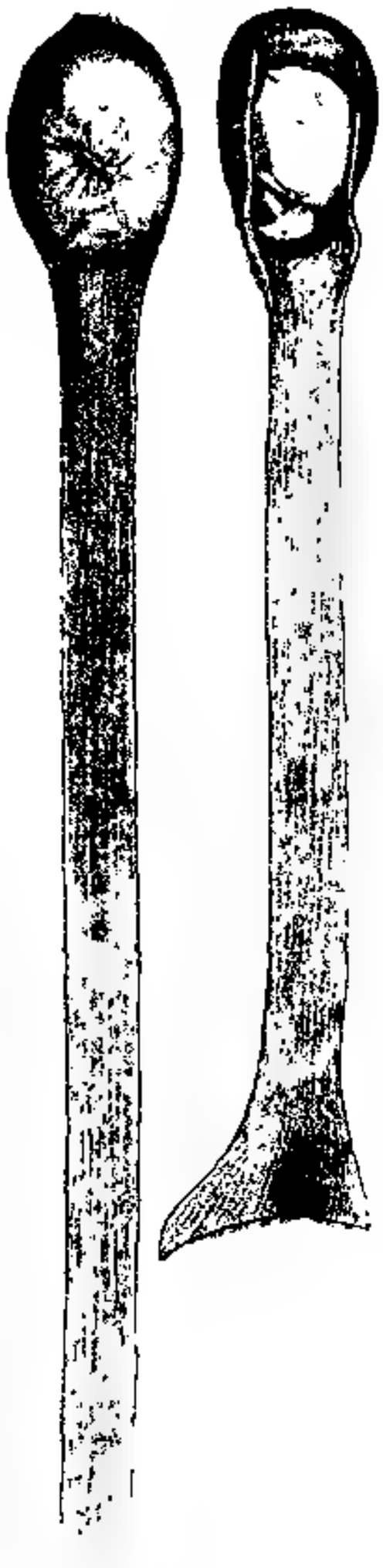


Fig. 9. „Ausläuferblätter“ von Allium nigrum von unten (links) und von oben (rechts).

Daß bei Monokotylen eigentümliche Knospenverschiebungen vorkommen können, dafür ist wohl das am längsten bekannte Beispiel das, welches sich bei einigen Ornithogalum-Arten findet,

1) Vergl. Goebel, Organographie, Fig. 23, pag. 46.

2) Germain de Saint Pierre, Archives de biologie végétale, Livraisons 1 u. 2 (wie es scheint die einzigen, welche erschienen sind). Paris 1856, Klincksieck.

welche dadurch ausgezeichnet sind. daß sie Brutzwiebeln auf der Außenseite ihrer Zwiebelschuppen tragen (Fig. 10 *A*).

Schon Medicus[1]) sagt „diese Knollen vermehren sich auch wie die andern. nämlich (dadurch), daß junge aus dem festen Körper entspringen. doch vorzüglich besteht die Vermehrung aus einer Art Fortpflanzung, wovon mir wenigstens bisher noch keine Beispiele vorgekamen. nämlich auf der äußeren Seite eines dicken Zwiebelblattes brachen sie nesterweise hervor, so daß sie meist paarweise nebeneinander in verschiedener Zahl, bis auf 10 Stück stehen . . . Bei genauer Beobachtung sieht man, daß sie sämtlich auf dem festen Körper (dem Zwiebelkuchen) entspringen und mit ihm durch eine weiße Ader in Verbindung stehen."

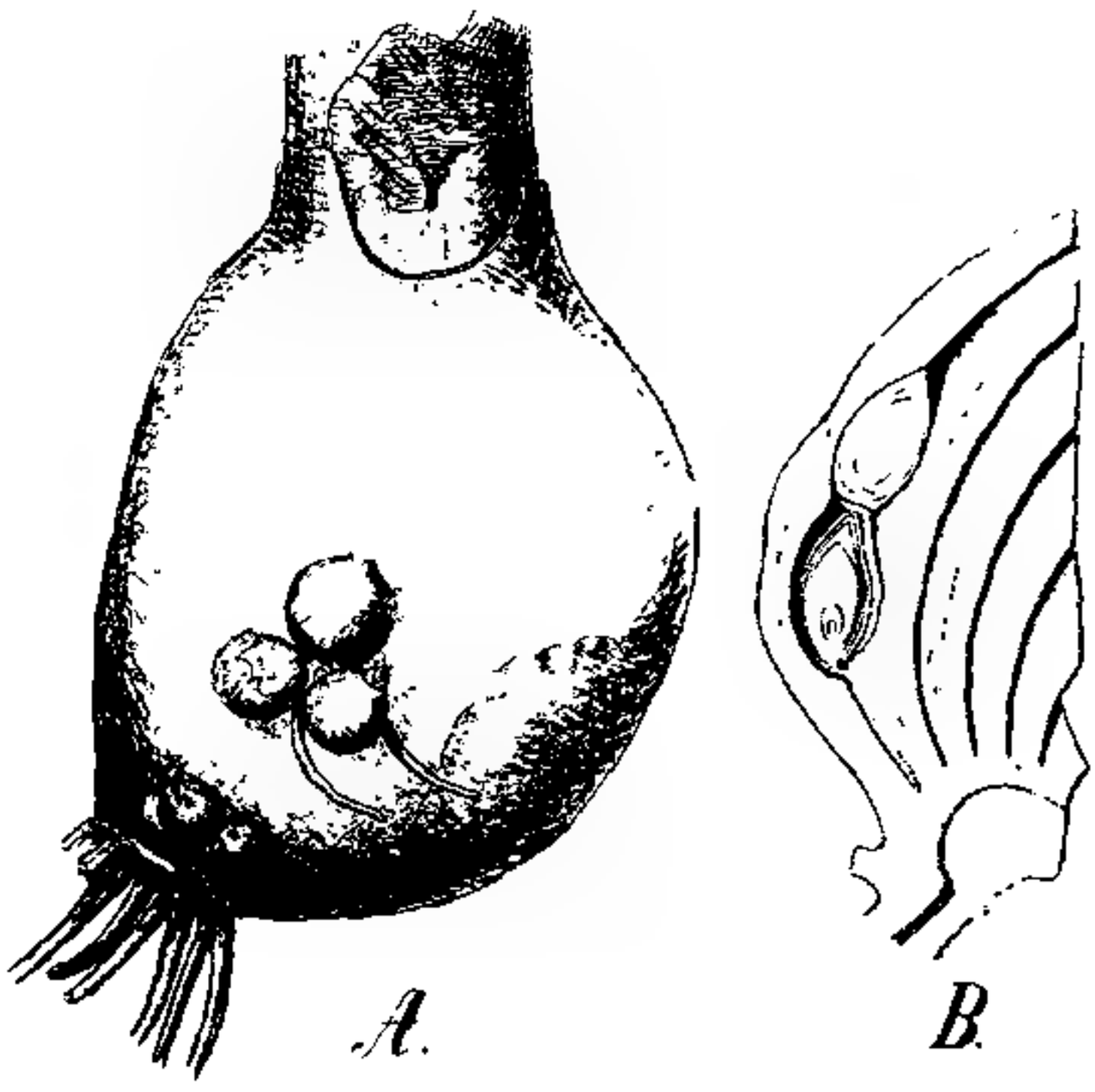


Fig. 10 Ornithogalum caudatum. *A* Zwiebel auf die Hälfte verkleinert, mit Brutzwiebeln (an zweien davon noch Fetzen des vertrockneten Deckblattes sichtbar) *B* Stärker vergrößert. Längsschnitt durch eine Zwiebel Das Deckblatt der Brutzwiebeln ist hier noch fleischig.

Auch A. Braun[2]) hat diese Bulbillen so aufgefaßt, „daß diese Zwiebelchen vielleicht als in der Achsel des vorhergehenden Blattes entspringend und der Außenseite des nachfolgenden angewachsen betrachtet werden könnten". Die Frage ist nur, wie die Verwachsung vor sich geht, denn wenn man lediglich von einer Verschiebung spricht, so ist damit natürlich nichts anderes ausgedrückt, als die Tatsache, daß diese Knospen eine andere Stellung als sonst haben. Auch wenn man sie als mit dem Zwiebelblatt „verwachsen" bezeichnet, so ist damit nichts weiter gewonnen. Daß die Medicus-Braunsche Auffassung der Hauptsache nach das Richtige trifft, kann übrigens um so weniger einem

1) Medicus, De plantarum praeter semina propagatione in Acta Acad. Theodore-Palatinae 1790, Tome VI, pag. 479.

2) Über Polyembryome und Keimung am Caelebogyne (Abhandl. d. Berliner Akademie 1859, pag. 158.

Zweifel unterliegen, als die stärkeren Seitenzwiebeln von Ornith. caudatum die erwähnte Verschiebuug nicht erfahren, sondern unmittelbar aus dem Zwiebelkuchen entspringen. Gelegentlich hängen sie wenigstens teilweise mit dem hinter ihnen stehenden Blatte zusammen. Es sind also nur die schwächeren Seitenzwiebeln, die auf die Fläche der Zwiebelschale gelangen. Sie werden dadurch nicht nur über das Substrat emporgehoben, sondern können sich auch leichter von der Mutterpflanze ablösen, als die an Ort und Stelle bleibenden stärkeren Seitensprosse. Es hat also die Verschiebung auf die Fläche der Zwiebelschuppe hier dieselbe biologische Bedeutung wie die Tatsache, daß bei manchen Alliumarten die Brutzwiebeln langgestielt sind.

Suchen wir uns den Vorgang der Verschiebung näher vorzustellen, so ist zunächst kaum zweifelhaft, daß eine wirkliche, nachträgliche Verwachsung hier nicht vorliegt, dazu ist die Vereinigung zwischen den Zwiebeln und dem Blatt, welchem sie aufsitzen, eine viel zu innige. Man sieht zwar von den Brutzwiebeln aus einen weißen Streifen, wie schon Medicus bemerkte, nach unten ziehen [1]), und zuweilen springt dieser auch etwas über die Oberfläche vor, aber es kann nicht angenommen werden, daß dieser Stiel der Zwiebel ursprünglich freigewesen und nachträglich mit dem Gewebe der Schuppe verschmolzen sei. Vielmehr werden wir uns diesen Vorgang schon als in frühester Jugend vor sich gehend zu denken haben. Es ist, da die zu Reservestoffbehältern (Zwiebelschuppen) ausgebildeten Basalteile der Laubblätter mit den Rändern verwachsen sind, zwischen den Zwiebelschuppen jedenfalls wenig Raum vorhanden. Deshalb erscheint es nicht ausgeschlossen, daß Druckverhältnisse auf die Vegetationspunkte der Axillarknospen insofern einwirken, als sie dadurch auf die vor ihnen stehenden noch jugendlichen Schuppen gepreßt, ihnen sozusagen aufgepfropft werden. Jedenfalls müssen diese Sproßanlagen mit der Basis der vor ihnen stehenden Blätter in Verbindung stehen. Wenn nun das der Schuppe und dem Sproßvegetationspunkt gemeinsame Stück sich stark streckt, so wird der erstere mit emporgehoben werden. Je früher das geschieht, desto weniger wird man in der Schuppe äußerlich davon etwas sehen.

Daß die Knospen unter Druck sich entwickeln, ergibt sich schon daraus, daß sie ursprünglich einer Vertiefung der Schuppe eingebettet sind. Erst später, wenn das „Deckblatt" der Brutzwiebeln allmählich seine Straffheit verliert, wölben sich die Hautzwiebeln mehr hervor,

1) In diesem Streifen verläuft in den untersuchten Fällen auch ein Leitbündel, das die Knospe mit dem Zwiebelkuchen in Verbindung setzt.

und gelangen, wenn das ausgesogene Deckblatt in Fetzen zerreißt, an die Außenseite der ganzen Zwiebel.

Jedenfalls sehen wir also auch hier die Brutzwiebeln auf ein Blatt „verschoben", ohne daß diese „Verschiebung" durch Gestaltveränderungen des Blattes hervortritt.

Auch bei Hyacinthus amethystinus fand ich an einigen Zwiebeln auf der Außenseite der Zwiebelschalen nahe unter deren oberem Ende eine Brutzwiebel vor. Ob hier dasselbe Verhalten vorliegt wie bei Ornithogalum caudatum, vermag ich nicht zu sagen.

Der Zellkern der Bakterien.

Von **Arthur Meyer.**

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Wie die Annahme, daß noch in unserer Zeit eine Urzeugung von Organismen auf der Erde möglich sei, ihre letzte Zuflucht einst bei den Bakterien fand, so hat auch die Anschauung, daß es Lebewesen ohne Zellkerne gäbe, zuletzt ihre Zuflucht bei den Cyanophyceen und den Bakterien gesucht. Für die Cyanophyceen sind meiner Meinung nach in der Tat die Zellkerne noch nicht gefunden worden, während ich die Überzeugung habe, daß ich den Kern der Bakterien richtig erkannt und beschrieben habe. Bei dem allgemeinen Interesse, welches die Frage besitzt, möchte ich hier einen Rückblick auf das bisher bekannte geben und im Anschluß daran einige neue Beobachtungen über den Zellkern der Bakterien mitteilen. Ich möchte dabei gleich von vornherein darauf aufmerksam machen, daß alle weiteren Fortschritte auf diesem Gebiete von der Auffindung großer Bakterienspezies abhängen werden, und richte deshalb an alle Bakteriologen, Botaniker und Zoologen die Bitte, auf große sporenbildende Formen zu achten und mir dieselben eventuell zu Verfügung zur stellen.

Bekanntermaßen sind im Laufe der Zeit die verschiedenartigsten Gebilde der Zelle der Bakterien für Zellkerne erklärt worden; so betrachtete noch 1904 Ruzicka die ganze Bakterienzelle als Zellkern, 1890 Wahrlich und ebenso Bütschli den ganzen Protoplasten. Löwit 1896 geschrumpfte Protoplasten, Swellgrebel 1906 gefärbtes Zytoplasma. Von ergastischen Gebilden wurden für Zellkerne gehalten die Membran (Trambusti und Galleotti 1892), Vakuolen (Schottelius 1888, Ernst 1889, Feinberg 1900, Nakanishi 1901), Volutin (Mencl 1904 usw.). Sporenanlagen hielten für Kerne Ernst 1889, Feinberg 1900, Schaudinn 1903. Die hierin gegebene Erklärung

der den unrichtigen Deutungen zugrunde liegenden Dinge habe ich auf Grundlage meiner Kenntnisse des Verhaltens des Bakterienkörpers gegen die verschiedenen Farbstoffe und Reagentien wohl durchgängig wenigstens wesentlich richtig getroffen.

Ich selbst habe im Jahre 1897 (Flora, pag. 185) in den lebenden Sporangien von Bacillus asterosporus ein etwas stärker als das Zytoplasma das Licht brechendes Körnchen entdeckt, welches ich für den Zellkern der Bakterien erklärte. Da das Gebilde sehr klein war, und ich eine Kontraktion desselben vermeiden wollte, suchte ich es ohne Fixierung zu färben und benutzte deshalb dazu Jodjodkalium oder Ruthenium rot, die beide Zellkerne der Askomyceten etwas dunkler färbten als das Zytoplasma. Ich fand mit diesen Reagentien auch im Zytoplasma der Oidien Körnchen, die ich ebenfalls für Kerne hielt. Da ich wußte, daß der sich an der Sporenbildung beteiligende Kern ein sehr kleines, als Körnchen erscheinendes Gebilde ist, kam es mir nun weiter darauf an, ihn von allen anderen, in Form kleiner Körnchen auftreten könnenden Gebilden unterscheiden zu lernen. Im Jahre 1899 (Flora, pag. 428) gelang es mir von solchen ergastischen Gebilden das Fett zu charakterisieren und die Vakuolen sowie das Glykogen für meine Zwecke besser zu erforschen. Da Fuchsin und Methylenblau die mir bis dahin genau bekannten ergastischen Gebilde der Bakterien nicht färbten, so benutzte ich diese Farbstoffe zum Färben, eventuell zum Sichtbarmachen der Zellkerne. Vorzüglich beim Fixieren mit Formol und Färben mit Fuchsin konnte ich in den relativ großen Sporen und Oidien von Bacillus tumescens Kerne auffinden. Ich sah sie jetzt in ganz jungen und älteren Sporenanlagen in Einzahl, daneben im Zytoplasma der Sporangien in Ein- oder Mehrzahl, in in Keimung begriffenen Sporen in Einzahl, in den Keimstäbchen in Ein- oder Zweizahl, in den Schwärmern meist in Mehrzahl. Es fanden sich nun aber in der Literatur noch ungeklärte Angaben über allerhand Körner und Einschlüsse, von denen mir vorzüglich diejenigen von Ernst und von Babes einer Nachuntersuchung und Klärung mit Rücksicht auf die Frage zu bedürfen schienen, ob sich unter den beschriebenen Gebilden nicht noch eine besondere Art von ergastischen Gebilden verbärge. Da die Untersuchung der Bakteriologen meist mit an Deckgläsern angetrocknetem Materiale vorgenommen worden waren, veranlaßte ich Arnold Grimme die bei den bakteriologischen Methoden der Fixierung und Färbung der Bakterien entstehenden Erscheinungen mit denen, welche bei Anwendung meiner Methoden auftreten, zu vergleichen. Es wurde bei dieser, unter meiner Leitung ausgeführten Untersuchung eine klare Er-

kenntnis der aus Volutin, einer den Fetten analogen Gruppe von Substanzen, bestehenden Körner gewonnen (Grimme, Dissertation, Marburg 1902, pag. 34), die ich später (Botanische Zeitung 1904, pag. 113) noch vertiefte. Es entstand nun die Frage, ob der von mir in den Sporenanlagen gesehene Kern oder die im Zytoplasma der Oidien und Sporangien gesehenen Kerne nicht Volutinkörner gewesen seien, da es sich herausgestellt hatte, daß das Volutin sich mit Methylenblau oder Fuchsin (wie ich später fand, auch mit Rutheniumrot) unter Umständen auch färbt; es stellte sich jedoch bei den von Grimme zu dem Zwecke der Entscheidung dieser Frage angestellten vergleichenden Versuchen heraus, daß weder der Zellkern der Sporenanlage von B. asterosporus und B. tumescens, noch die Kerne des Zytoplasmas der Oiden von B. tumescens die Volutinreaktion geben. So war nun eine Verwechslung meiner Kerne weder mit den Vakuolen noch mit den in Körnerform auftretenden Reservestoffen, also dem Fett, dem Glykogen, dem Volutin, mehr möglich.

Es seien nun kurz die Momente zusammengestellt, welche dafür sprechen, daß die von mir als Kerne angesprochenen Gebilde den pflanzlichen Zellkernen, z. B. den Zellkernen der Pilze, homologe Organe der Bakterienzelle sind. Die von mir als Kerne angesprochenen Gebilde unterscheiden sich von den allermeisten Reservestoffen und anderen ergastischen Gebilden dadurch, daß sie, wie die Zellkerne, eine relativ gleichmäßige Größe besitzen. Beständen sie aus irgend einem Reservestoffe, so würden die im Zytoplasma der Sporangien liegenden „Kerne" ebenso wie Fett, Glygogen und Volutin bei der Sporenbildung verbraucht werden müssen. Auch ihre relativ konstante Zahl spricht dafür, daß sie Kerne sind. Am wichtigsten ist das Verhalten des Kernes der Spore. Wir sehen den Kern schon in den ganz jungen Anlagen der Spore, sehen ihn später meist nach der Mitte der Sporenanlage rücken, wo er meist in großvakuoligem Plasma liegt oder an Plasmafäden aufgehängt erscheint, und in der anschwellenden Spore liegt der Kern noch in Einzahl. Er bildet anscheinend ein Zentrum für die Sporenbildung, wie die Zellkerne in den Sporangien der Askomyceten. Dazu kommt ferner noch das mikrochemische und färberische Verhalten des Kernes. Wir werden sehen, daß der Kern durch Kochen der Bakterien mit Wasser fixiert wird, im Gegensatz zu den Volutinkörnern, die sich dabei lösen, und wir werden sehen, daß sich der Kern mit den gewöhnlichen Kernfixierungsmitteln ebenfalls fixieren und für die Färbung vorbereiten läßt. Wenn die Kernfarbstoffe durch die Mem-

bran der Zellen hindurchdringen, so werden sie auch von den Kernen besonders leicht gespeichert.

Hervorzuheben ist die Tatsache, daß Pilzkerne und Bakterienkerne sich durch Methylenblau im lebenden Zustande (Krankfärbung) leicht färben, bei Zusatz von 1 % iger Schwefelsäure jedoch sofort entfärben, während die den Zellkernen der Bakterien oft sehr ähnlichen Volutinkörner, welche sich mit Methylenblau in der lebenden Zelle ebenfalls sehr leicht färben, in der verdünnten Schwefelsäure tief dunkelblau bleiben.

Ich will nun in dem Folgenden ein paar Versuche beschreiben, die ich neuerdings zur Auffindung einer besseren Methode des Nachweises der Zellkerne der Bakterien gemacht habe.

Ich benutzte zu den Versuchen die großen Sporangien von Bacillus Pasteurianus Winogradsky, da die Untersuchung dieses Spaltpilzes durch Herrn Bredemann in meinem Institute gezeigt hatte, daß er stets volutinfrei ist. Auch das Fehlen von Fett in diesem Pilze ist für manche Fixierungsmethode vorteilhaft. Das Material war auf Agar gezüchtet worden und reich an jungen Sporangien.

Versuch 1. Das Material wurde in einem Reagenzglase mit Wasser zwei Minuten lang abgekocht, in ein Spitzgläschen gegeben und zentrifugiert. Das Wasser wurde dann von dem Absatze abgehoben, auf letzteren etwas von einer Lösung von $^1/_2$ g schwefelsaurem Eisenoxydammoniak in 100 ccm Wasser gegeben und unter öfterem Umschütteln 24 Stunden darauf stehen gelassen. Darauf wurde die Eisenlösung abgeschleudert und abgehoben und etwas Hämatoxylinlösung (1 : 200) aufgegossen. Nachdem die Bakterien 24 Stunden in der Farbflüssigkeit gelegen hatten, wurden sie abgeschleudert und zur Untersuchung benutzt. Eine Öse des Materials brachte ich zuerst mit etwas der Eisenlösung unter ein Deckglas und beobachtete. Anfangs war das Zytoplasma, in dem Vakuolen und hier und da auch Körnchen lagen, und manchmal auch die Membran graublau gefärbt, die großen und kleinen Sporenanlagen dunkelblauschwarz. Bei der Differenzierung in der Eisenlösung schwand zuerst die Färbung des Zytoplasma, dann sehr langsam die der Sporenanlagen, in denen nur in einzelnen Fällen der Kern undeutlich hervortrat. Viel besser gelang die Differenzierung mittelst verdünnter wässeriger Salzsäure (fünf Tropfen auf 10 ccm Wasser). Mit der Säure entfärbte sich das Zytoplasma etwas langsamer, die Sporenanlage etwas schneller als mit der Eisenlösung. Der Kern blieb am längsten dunkel gefärbt und trat in schon ziemlich weit entwickelten Sporenanlagen sehr deutlich hervor;

meist sah ich ihn in der Mitte der Sporenanlage von einem hellen Hofe umgeben. In Fig. 1 sind drei solche Sporangien mit den Kernen abgebildet.

Fig. 1.

Mit Wasser abgekochte, 24 Stunden in Hämatoxylinlösung gelegene, dann mit verdünnter Salzsäure behandelte Sporangien. Die Kerne der Sporenanlagen treten deutlich hervor. Vergrößerung 2500.

Versuch 2. Das Bakterienmaterial wurde mit Wasser gewaschen, zentrifugiert, dann in dem Spitzglase mit Flemmings Lösung (1 + 1) drei Stunde behandelt, zentrifugiert, mit Wasser auf der Zentrifuge sechsmal gewaschen, dann innerhalb 2—3 Tagen tropfenweise Alkohol bis zu 20% der Flüssigkeit hinzugefügt. In einem Spitzglase der Zentrifuge wurde nun zuerst das fixierte Material mit einem Gemische vnn 1 Volumen Delafieldschem Hämatoxylin + 1 Volumen Wasser übergossen, 24 Stunden stehen gelassen, dann abgeschleudert. Von dem gefärbten Material wurde etwas in einen Tropfen einer Mischung von 10 ccm 10%igem Alkohol und drei Tropfen 1%igem Salzsäurealkohol gebracht. Bei der Differenzierung treten die Kerne in den Sporenanlagen gut hervor; sie liegen meist in einer helleren, kreisrunden Stelle und erscheinen als scharf umschriebene, dunkle Punkte, (Fig. 2). Das Zytoplasma erscheint dabei hellblau, die Membran etwas dunkler blau gefärbt.

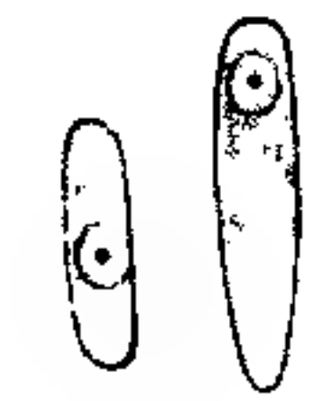
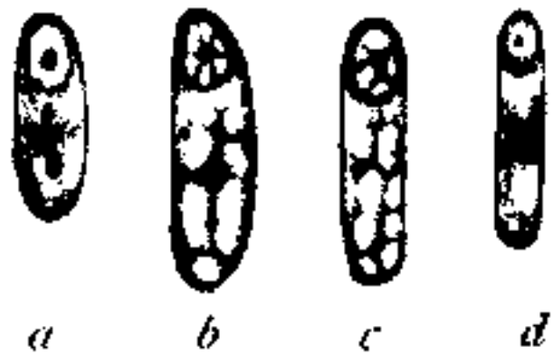


Fig. 2.

Mit Flemmings Lösung fixierte, mit 20%igem Alkohol gehärtete, mittelst Delafieldschem Hämatoxylin gefärbte und mit Salzsäurealkohol differenzierte Sporangien von Bacillus Pasteurianus. Die Größe des Zellkernes ist sehr genau gezeichnet. Vergrößerung 2500.

Versuch 3. Das wie in dem vorigen Versuche fixierte und mit Alkohol gehärtete Material wurde mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Es blieb zuerst 24 Stunden in der im Spitzglase befindlichen Eisenlösung, wurde dann nach sorgfältigem Abschleudern und nach Abheben der Eisenlösung mit der Hämatoxylinlösung übergossen und 24 Stunden in dieser belassen. Von der abgeschleuderten, feuchten Bakterienmasse wurde dann etwas unter dem Deckglase direkt mit der Eisenlösung differenziert. Wenn man den Differenzierungsprozeß sorgfältig kontinuierlich beobachtet, so sieht man bald in kleinen und großen Sporenanlagen den Kern als dunklen, gefärbten Punkt hervortreten (Fig. 3), zugleich erkennt man im Laufe der Beobachtung der Differenzierung häufig.

daß die größeren Sporenanlagen innen vakuolig sind, und daß in ihnen der Kern im Zentrum einer kleinen zentralen Plasmaanhäufung liegt (Fig. 3 *b* und *c*). Manchmal treten auch im gut fixierten Zytoplasma der Sporangien und Oidien Kerne hervor (Fig. 3 *a*, *b*, *c*). Die Kerne sehen bei jeder Einstellung mehr oder weniger dunkel aus, die Vakuolen in manchen Fällen bei hoher Einstellung ebenfalls dunkel, bei tiefer jedoch immer hell.



a *b* *c* *d*

Fig. 3.

Sporangien von Bacillus Pasteurianus mit Flemmings Losung fixiert, mit Alkohol gehärtet, mit Eisenhämatoxylin gefärbt, mit Ferriammoniumsulfat unter dem Deckglase differenziert. In *b* und *c* die Sporenanlagen mit zentral im vakuoligen Sporenplasma liegendem Kerne; in *a*, *b* und *c* im Zytoplasma des Sporangiums ein Kern. Vergrößerung 2500.

Die mit den verschiedensten Methoden von mir in den Bakterien nachgewiesenen Zellkerne besitzen, wie aus den Abbildungen hervorgeht, einen Durchmesser von ungefähr 0,3 μ. Wenn sie sich, wie zu vermuten, durch indirekte Kernteilung vermehren, so muß es uns unmöglich sein, den Teilungsvorgang zu beobachten, denn Körnchen von 0,1 μ, wie sie dann in den Chromatinmassen vorliegen würden, könnten wir mit unseren Instrumenten nicht mehr sehen. So müssen wir, wie gesagt, mit der weiteren Erforschung der Bakterienkerne warten, bis uns größere Bakterienspezies zugänglich sind. Es würde dann außer der Frage der Kernteilung besonders auch die Frage der Kernverschmelzung in den Sporenanlagen in das Auge zu fassen sein.

Zur Entwicklungsgeschichte der Stolonen von Nephrolepis.

Von **Adolf Sperlich.**

(Mit Tafel VIII und 6 Abbildungen im Text).

Im zweiten Hefte des 96. Bandes dieser Zeitschrift habe ich gezeigt, daß bei Tochterpflanzen von Nephrolepis, die aus Seitenzweigen der Ausläufer einer Mutterpflanze entstehen, vor der Anlage des ersten Blattes und zugleich mit den ersten Blättern Stolonen entwickelt werden, die in das Erdreich hineinwachsen und nach Erreichung einer bestimmten Länge gewöhnlich ihr Wachstum beschließen. Aufgabe dieser Stolonen ist die Bildung von Wurzeln. Erst nachdem das neue Individuum durch die Tätigkeit dieser Wurzelbildner genügend gekräftigt und von der Mutterpflanze unabhängig geworden ist, setzt die Ausbildung langer, oft weitausgreifender Stolonen ein[1]). Schon damals gab ich der Vermutung Ausdruck, daß sich bei einem aus dem Prothallium stammenden Pflänzchen des genannten Farnes ähnliche Verhältnisse dürften feststellen lassen. Damit trat ich teilweise in Gegensatz zu Velenovský, welcher angibt[2]), daß die junge Pflanze von Nephrolepis ein normales Rhizom besitzt (d. h. ein Rhizom, das keine Ausläufer treibt), und daß erst im vorgeschrittenen Alter die langen blattlosen Ausläufer hervorsprossen.

Meine Kulturen von Nephrolepis gestatten mir nunmehr die Frage nach dem Zeitpunkte der Entstehung des ersten Stolo und nach der Funktion der erstentwickelten Ausläufer beim Keimpflänzchen zu beantworten. Gleichzeitig ermöglichte mir ein reiches Material das Studium der Stoloanlage am Vegetationspunkte und ihrer Beziehung zu Blattanlage und Segmentierung der Stammscheitelzelle unseres Farnes.

Es hat zwar schon Lachmann[3]) mitgeteilt, daß sich der Stolo in nächster Nähe des Vegetationspunktes aus einer Initiale entwickelt, welche der äußersten Zellschichte angehört, doch schien mir ein etwas näheres Eingehen in die Sache schon deshalb erwünscht, da über die Verzweigung radiär gebauter Farne meines Wissens keine genaueren

1) Sperlich, Ergänzungen zur Morphologie und Anatomie der Ausläufer von Nephrolepis. Flora 1906, Bd. XCVI, H. 2, pag. 453—459.

2) Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. I. Prag 1905, pag. 234.

3) Lachmann, Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères. Lyon 1889, pag. 155.

Angaben bestehen[1]). Daß aber die Stolonenbildung nichts anderes als eine Achsenverzweigung ist, kann heute keinem Zweifel mehr unterliegen: die einfachen Versuche Heinrichers[2]) haben die schon seinerzeit von Lachmann mit Erfolg verfochtene Sproßnatur der Ausläufer in einwandfreier Weise erwiesen.

Durch epiphytische Kultur des Farnes trachtete ich endlich, den Einfluß des Epiphytismus auf die Stolonenentwicklung so gut als möglich kennen zu lernen.

Auch diesmal arbeitete ich mit Deszendenten der aus dem Hamburger Garten bezogenen Nephrolepis tuberosa Presl., welche Heinricher infolge ihrer erwiesenen Unfähigkeit zur Knollenbildung N. cordifolia, subspezies b etuberosa benannt hat[3]).

1. Wann treibt die Keimpflanze von Nephrolepis den ersten Ausläufer? — Funktion der erstentwickelten Stolonen. - Künstliche Rhizomverzweigung.

Die Sporen, welche zur Aussaat am 16. Dezember 1905 verwendet wurden, entstammten dem kräftigsten Wedel der aus dem Hamburger Garten bezogenen Pflanze. Dank der Vorsicht, die sowohl bei der Sporenernte als auch bei Beschickung der Keimschüsseln gewaltet hatte, erwuchs eine vollkommen reine Kultur. Erst am 23. Jänner 1906, also nach mehr als einem Monate, konnte in den Gefäßen bei Lupenbetrachtung die beginnende Sporenkeimung festgestellt werden; die Entwicklung der Keimpflänzchen aus den Prothallien ließ weitere 3 Monate auf sich warten. Die ersten sechs Pflänzchen wurden am 30. April in separate Geschirre pikiert, weitere folgten bald nach; die letzten Keimungen wurden Mitte Juni verzeichnet. Mittlerweile konnte an den

1) „In welcher Weise aber die Anlage von Seitensprossen stattfindet, ist für die radiär gebauten Farne noch nicht festgestellt worden, wahrscheinlich erfolgt sie wohl in ähnlicher resp. analoger Weise wie bei den dorsiventralen Farnen", schreibt Sadebeck in seiner Pteridophytenbearbeitung. Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. I, Abtl. 4, pag. 43.

2) Heinricher, Zur Kenntnis der Farngattung Nephrolepis. Flora 1907, Bd. XCVII, H. 1, pag. 57, 63 u. 73.

3) Heinricher unterscheidet auf Grund seiner Beobachtungen und der Literaturangaben zwei Subspezies der Nephrolepis cordifolia (L.) Presl. = N. tuberosa (Bory Willd) Presl.: eine knollenbildende Unterart, N. cordifolia, subsp. a tuberosa und eine knollenlose Unterart, N. cordifolia, subsp. b etuberosa. Überdies scheinen, wie Heinricher nachgewiesen, unter der Bezeichnung N. cordifolia = tuberosa mehrere verschiedene Arten oder Rassen zusammengeworfen zu werden. A. a. O. pag. 67—71. Meine Kulturen haben Heinrichers Nachweis der Unfähigkeit zur Knollenbildung bei dieser Art oder Unterart bestätigt.

zuerst hervorgewachsenen Farnpflänzchen die Organentwicklung verfolgt werden.

Auf das erste Blatt folgt das zweite und dritte sehr bald. Nach diesem Schritte, der sich bei allen Individuen in gleicher Weise vollzieht, sind in der Weiterentwicklung zwei Fälle möglich: es folgt dem dritten Blatte entweder sofort der erste Stolo oder zunächst das vierte Blatt und nach diesem erst der Ausläufer. Bei den am 30. April pikierten Individuen beobachtete ich den ersten Stolo am 19. Juni. Ist man mit dem Objekte einigermaßen vertraut, so kann das Organ unmöglich mit den sich gleichzeitig entwickelnden Wurzeln verwechselt werden. Ein Pflänzchen mit ausgebildetem ersten Stolo zeigt Fig. 1 auf Tafel VIII. Der abwärts strebende Stolo (*st*) wurde nach dem dritten Blatte (b_3) und vor dem in Entwicklung begriffenen vierten Blatte (b_4) angelegt. Links ist das verschrumpfte erste Blatt erkennbar, das zweite Blatt ist abgefallen. Um die aufeinander folgenden Blätter der Keimpflanze von Nephrolepis ihrer Gestalt nach zu zeigen und auf diese Art durch Vergleich das Erkennen der Rangordnung der in den Figuren abgebildeten ersten Blätter einigermaßen zu ermöglichen, habe ich Fig. 2 auf Taf. VIII hergestellt. Das sechsblättrige Pflänzchen ist so gelegt, daß die Blätter b_2 bis b_5 der Fläche nach sichtbar sind; das erste Blatt fehlt, b_6 ist in Entwicklung. Selbst ohne Farbenwirkung läßt sich überdies der in der Figur erkennbare Stolo (*st*) von den beiläufig gleich langen Wurzeln (*w*) leicht unterscheiden.

Ist der erste Ausläufer gebildet, so folgt zunächst auf jedes weitere Blatt je ein neuer Stolo; es hat demnach eine Pflanze mit sechs Blättern drei oder zwei entwickelte Stolonen, je nachdem der erste Stolo nach dem dritten oder nach dem vierten Blatt entstanden ist. Wenn das sechste Blatt eine bestimmte Größe erreicht hat, so wird auch der nach diesem Blatte angelegte Ausläufer bemerkbar. Dies Stadium zeigt Fig. 3 auf Taf. VIII. Von den Blättern sind die ersten drei abgefallen, ein Blick auf Fig. 2 lehrt, daß wir b_4, b_5 und das in Entwicklung begriffene b_6 vor uns haben. Neben st_1 und st_2 ist auch der nach b_6 gebildete Ausläufer st_3 als kleiner Stummel zu sehen.

Die regelmäßige Aufeinanderfolge von Blatt- und Seitenachse hält sich indes nicht lange. Das drei Monate alte Individuum in Fig. 4 auf Tafel VIII zeigt eine der Blattzahl nicht entsprechende Anzahl von Ausläufern. Mit Ausnahme der Organe, welche nach dem noch eingerollten Blatte (b_9) angelegt wurden, sind alle Stolonen der Pflanze im Bilde erkenntlich; wir zählen deren sieben. Da der erste Stolo nachweislich auf das dritte Blatt gefolgt ist, so entspräche dem achten Blatte

nicht st_7, sondern erst st_6. Es müssen demnach im Laufe der Entwicklung zwei Stolonen nacheinander angelegt worden sein. Wie später bei Behandlung der Organanlagen am Vegetationspunkte näher gezeigt werden soll, kann dies in der Tat bei weiter vorgeschrittenen Pflanzen öfter festgestellt werden. Desgleichen ist die direkte Aufeinanderfolge zweier, vielleicht auch mehrerer Blätter bei etwas älteren Individuen nicht selten. Rücksichtlich des Längenwachstums der Seitensprosse darf nicht außer Acht gelassen werden, daß in vielen Fällen der angelegte Stolo entweder gar nicht oder nur ein ganz kurzes Stück wächst und dann bis auf weiteres das Wachstum sistiert. In solchen Fällen kann die Anwesenheit der Organe selbstverständlich nur mit Hilfe des Präpariermikroskopes, unter welchem sie leicht erkenntlich sind, festgestellt werden. Daß die Pflanze bemüssigt ist, derartige schlafende Augen unter Umständen zu aktivieren, habe ich schon in meiner ersten Schrift über diesen Gegenstand hervorgehoben[1]).

Die oben geschilderten Verhältnisse ließen sich an jedem Individuum, das sich aus dem Prothallium entwickelte, verfolgen. Es ergibt sich demnach: Schon die Keimpflanze von Nephrolepis treibt seitliche Sproßorgane, die bekannten Stolonen; die Anlage dieser Organe setzt sehr bald ein, der erste Stolo ist entweder das dritte oder das vierte Seitengebilde des Stammscheitels.

Die Figuren 1, 2, 3 und 4 auf Tafel VIII zeigen, daß die erstangelegten Stolonen das Bestreben haben, in das Erdreich hineinzuwachsen. Das Eindringen in den Boden geschieht in den seltensten Fällen mit der Richtung der Schwerkraft[2]), es werden im Längsverlaufe der Organe verschiedene Krümmungen sichtbar wie beispielsweise bei st_3 und st_4 in Fig. 4. Bei all dem scheinbaren Mangel an Gesetzmäßigkeit bleibt aber doch die Tendenz, möglichst das Erdreich zu durchwachsen an jedem Ausläufer der Keimpflanze erkennbar. Selbst st_5, der sich anschickt, horizontal weiterzuwachsen, dürfte von der eingeschlagenen Richtung noch abweichen, um sich in den Boden einzubohren. Man kann sagen, daß sich bei größeren Individuen durch-

---

1) Vergl. Sperlich, a. a. O. pag. 463—464.

2) Bei Pflanzen, die sich aus Seitenzweigen des Ausläufers einer Mutterpflanze entwickeln, erfolgt das Eindringen der Wurzelstolonen oft streng in der Schwerkraftsrichtung. Erfahrungen, die ich bei epiphytischer Kultur der Pflanzen gemacht, zwingen mich meine einmal gefaßte Meinung über den positiven Geotropismus der Wurzelstolonen (vergl. a. a. O. S. 454 u. 458, Taf. III, Fig. 4 u. 5) zu ändern oder wenigstens einzuschränken; doch davon später.

schnittlich 10 Stolonen im Erdreiche befinden und hier durch reiche Anlage von Wurzeln für Verankerung und Nahrungsaufnahme sorgen. Daß die Zahl dieser Wurzelbildner auch noch späterhin im Laufe der Weiterentwicklung einer kräftigen Pflanze sich vergrößert, ist leicht begreiflich. Es obliegen somit die erstangelegten Stolonen des jungen, aus dem Vorkeime sich entwickelnden Individuums der gleichen Aufgabe, wie ich sie a. a. O. für die ersten Seitensprosse der auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Tochterpflanze geschildert habe. Erst Stolonen, welche nach erfolgter Erstarkung der Pflanze hervorwachsen, können zu langen drahtartigen Gebilden werden, die für die Ausbreitung des Stockes Sorge tragen. So behält Velenovský mit dem zweiten Teile seiner Aussage Recht; die ersten Stolonen, die Wurzelbildner der jungen Pflanze, sind ihm entgangen. Berücksichtigt man die wurzelbildende Tätigkeit der ersten Ausläufer, so wird die Zeitfolge ihrer Anlage und Entwicklung im Zusammenhange mit der Blattbildung verständlich. Solange das Pflänzchen nur kleine Blätter trägt, genügt die Ausbildung je eines Stolo nach jedem Blatte, sein Längenwachstum ist ein geringes, die Zahl der an seinem Vegetationspunkte entstehenden Wurzeln keine große; treten aber an Stelle der Blätter, deren Scheitel sich bald erschöpft, die Wedel mit andauerndem Scheitelwachstume, dann sorgt die Pflanze durch wiederholte Stolonenanlage und dadurch, daß das Wachstum dieser Organe beschleunigt und die Zahl ihrer Wurzeln reichlich vermehrt wird, für eine der größeren Blattoberfläche adäquate Wasserzufuhr und für bessere Ausnützung des ernährenden Bodens. In Fig. 4. Tafel VIII scheint mir gerade der Zeitpunkt dieses Überganges aus der Jugendform in den Zustand der Erstarkung fixiert zu sein.

Die Tatsache, daß die Pflanze schon in ihrer ersten Jugend Stolonen entwickelt, daß der erste Seitensproß in vielen Fällen das dritte Seitengebilde des Stammscheitels ist, dünkt mir Anlaß genug zur Annahme, daß die Achsenverzweigung eine phyletisch alte Eigenschaft unseres Farnes ist. Dem folgt naturgemäß die Frage nach der ursprünglichen Beschaffenheit dieser Seitenzweige, die infolge ihrer Blattlosigkeit drei verschiedene Taxierungen haben erleiden müssen. Bedenkt man, daß den Organen die Fähigkeit zur Blattbildung nicht abgeht, daß auch, wie Heinricher nachgewiesen [1]), selbst die blattbildende Hauptachse des Individuums durch einfache Eingriffe die Gestalt des blattlosen Stolo annimmt, so drängt sich von selbst eine nor-

1) Heinricher, a. a. O. pag. 61—64.

mal beblätterte Achse als Urbild der Seitenzweige von Nephrolepis auf. Dies Bild hat für uns schon deshalb größte Wahrscheinlichkeit, da wir nun einmal nicht leicht davon ablassen können, im Sprosse vor allem den Träger der verschiedenen Blattgebilde zu sehen. Ich glaube nun weiter aus zwei Gründen annehmen zu können, daß das Durchwühlen des Erdreiches als solches, überdies das Durchwachsen des Bodens in Richtungen, die einer Blattentwicklung unter keinem Umstande günstig sein konnten, vielleicht auch die damit verbundene reichlichere Anlage von Wurzeln am Vegetationspunkte den Anlaß zur Blattlosigkeit gegeben, daß wir demnach in den Wurzelstolonen die älteste und ursprünglichste Modifikation der Seitenzweige von Nephrolepis zu erblicken haben: fürs erste befindet sich der an der Erdoberfläche oder knapp unter derselben wachsende Seitenzweig im allgemeinen in Bedingungen, die der Blattentwicklung in jeder Beziehung günstig sind — ein derartiger Zweig hat keine leicht erkennbare Veranlassung die Blattbildung zu sistieren — fürs zweite ist das mit der Bildung von Wurzeln verbundene Durchwühlen des Erdreiches die Funktion der jüngsten, der schon von der Keimpflanze gebildeten Seitenzweige. Auch scheint mir hiefür die Tatsache zu sprechen, daß es Heinricher durch Überschütten eines Rhizoms mit Erde gelungen ist, dasselbe in einen Stolo, der bloß in großen Abständen Blätter bildet, umzuwandeln [1]). Aus Regenerationsversuchen, die der genannte Forscher mit oberflächlich und bei Lichtabschluß ausgelegten Knollen angestellt hat [2]), ergibt sich, daß schon der Lichtentzug allein als formativer Reiz für die Ausbildung einer stoloartigen Achse genügt.

Was aber bestimmte Seitenzweige einst gezwungen, in das Erdreich einzudringen, das entzieht sich mangels jeder Anhaltspunkt gewährenden Tatsache der Erörterung.

Es ist klar, daß die Entwicklung der wurzelbildenden Seitenzweige, die man, wie ich schon einmal hervorgehoben [3]), ihrer Funktion nach mit Fug und Recht Wurzelträger nennen könnte, mit einer Reduktion in der Zahl der Wurzeln erster Ordnung verbunden sein mußte. Vergleicht man ein sich entwickelndes Nephrolepispflänzchen mit einem auf beiläufig gleicher Stufe stehenden Individuum einer anderen Farngattung, so sieht man, daß unsere Wurzelbildner die starken Wurzeln der übrigen Farne vollkommen ersetzen. Schon Lachmann macht auf die geringe Zahl von Wurzeln an der Hauptachse von Nephrolepis auf-

1) Vergl. a. a. O. pag. 61–64.
2) Vergl. a. a. O. pag. 64–65.
3) Sperlich, a. a. O. pag. 459 u. 469.

merksam[1]), ja auf pag. 9 seiner zitierten Farnwurzelstudie sagt er sogar: „Dans les Nephrolepis, les racines manquent[2]) ou sont rares sur la tige principale et sur ses branches dressées et feuillées". Demgegenüber muß ich hervorheben, daß dies nur rücksichtlich gut entwickelter Wurzeln gilt; ich werde im nächsten Abschnitte noch einmal Gelegenheit haben, auf die bedeutende wurzelbildende Tätigkeit der Hauptachse aufmerksam zu machen. Eine kräftige Weiterentwicklung der angelegten Wurzeln erfolgt nur in ganz seltenen Fällen.

Es war mir sehr daran gelegen, die von der jungen Achse angelegten ersten Seitensprosse künstlich zur Blattbildung zu zwingen, einerseits, um hiemit einen weiteren Belag für meine oben angeführte Annahme von der Abstammung der blattlosen Stolonen von beblätterten Achsen zu gewinnen, andererseits aber schon deshalb, weil die Ausläufer, welche heute normalerweise zur Blattbildung schreiten, stets Seitenzweige zweiter Ordnung, also Seitengebilde der hauptachsenbürtigen Ausläufer sind; daß ein direkt dem Rhizom entstammender Stolo Blätter triebe, ist mir nicht bekannt. Mit Rücksicht auf die große Plastizität[3]) der Achsenorgane von Nephrolepis war bei Anwendung eines experimentellen Eingriffes ein positives Resultat zu erwarten. Ich dachte an eine Verletzung des Vegetationspunktes der Hauptachse und seiner jüngsten Organanlagen. Durch einen Zufall erfolgte der geplante Eingriff von selbst. Mitte Jänner dieses Jahres — es herrschte gerade eine bedeutende Kälte — barst in der Nacht der Heizgang der warmen Kiste, in welcher sich meine Kulturen befanden. Der am frühen Morgen eintretende Gartengehilfe fand den ganzen Raum mit dichtem, erstickendem Kohlenqualme erfüllt. Dieser und wohl auch die Kälte, welche im Raume bis zur Wiederherstellung der Heizanlage währte, hatte alles Zartere, darunter auch einen großen Teil meiner Kulturen vernichtet. Anfangs März konnte ich feststellen, daß einzelne Pflänzchen noch am Leben waren, daß der Unfall nur die ausgebildeten Wedel derselben zugrunde gerichtet hatte: die meisten Individuen schienen vollends abgestorben. Nach Ablauf eines Monats unterzog ich die Kultur neuerdings einer Revision: bei einem Pflänzchen, das im März abgestorben schien, machte sich die Tätigkeit dreier Vegetationspunkte bemerkbar; bei einem zweiten erzeugten zwei Achsen neue Wedel.

1) Lachmann, a. a. O. pag. 9, 149 u. 157.

2) Im Original nicht gesperrt.

3) Diese wurde schon von Heinricher, a. a. O. pag. 63 und 73, besonders hervorgehoben.

Das erste dieser Individuen zeigt Fig. 5. auf Tafel VIII aus dem Topfe herauspräpariert. Die Aufnahme erfolgte anfangs Juni, also etwas über vier Monate nach dem Unfalle. Der vernichtete Vegetationspunkt befand sich mitten unter den noch erkennbaren Wedelstummeln *b*. Der kräftigste Trieb v_1 und der etwas schwächere v_2 sind Seitengebilde der ursprünglichen Hauptachse und hätten sich jedenfalls normalerweise zu Wurzelstolonen entwickelt; ihr blattfreies Stück mißt jetzt nur nach Millimetern. Der Trieb v_3 ist ein Seitentrieb von v_1 und hat fast unmittelbar nach seinem Hervorsprossen mit der Blattbildung begonnen. Die beiden Wurzelstolonen (*wst*) und die anderen sichtbaren Ausläufer sind wie v_3 Produkte von v_1. Die ursprünglichen Wurzelstolonen der Hauptachse sind desorganisiert, eingeschrumpft und im Wurzelgewirre nicht erkennbar. Auf diese Art haben wir im vorliegenden Falle regelrecht beblätterte Seitenzweige vor uns und wir können sagen: die Pflanze besitzt ein verzweigtes Rhizom mit normal beblätterten Seitenachsen. Ob das Experiment auch bei einem älteren Individuum gelungen wäre, bleibt fraglich, doch bin ich eher geneigt, ein negatives Resultat anzunehmen.

Der geschilderte Fall ist aber nicht nur ein neuer Beleg für die Sproßnatur der Stolonen, sondern scheint mir besonders als Stütze für meine Ansicht über die ursprüngliche Beschaffenheit dieser Organe verwertbar.

2. Anlage der Seitenzweige am Vegetationspunkte der Hauptachse.

Wie die unter dem Präpariermikroskope noch nachweisbare Achsenanlage am Vegetationspunkte aussieht, zeigen die Textfiguren 1. 2 und 3. Der Seitensproß erscheint als eine seitlich sich erhebende Warze an der Basis des jüngsten Blattes und bildet mit dem Blatte ein scheinbar vollkommen zusammenhängendes Ganzes. Das erkennt man an der in den Figuren 1 und 2 dargestellten Scheitelansicht, besonders gut aber an der Seitenansicht, die in Figur 3 gezeichnet ist.

Der Vegetationspunkt der angelegten Achse verrät sich durch einen hellen Fleck am Gipfel der Warze; um denselben ist ein Kranz kurzer, eben hervorgewachsener Spreuschuppen erkennbar, die erst dann mit einer kräftigeren Entwicklung einsetzen, wenn die Seitenachse den dichten Pelz der schützenden Spreuschuppen der Hauptachse durchbrochen hat. Fast regelmäßig überholt das Blatt im Wachstum den scheinbar zu seinem Körper gehörigen Seitenzweig. Durch Vergleich der Fig. 1, in welcher st_2 und b_5 beiläufig in gleichmäßiger Entwicklung erscheinen, mit der Fig. 2 und der dasselbe Objekt in anderer

Lage und Vergrößerung darstellenden Fig. 3 ergibt sich das Gesagte sofort. st_1 ist nicht über das Warzenstadium hinausgekommen, b_4 hat schon eine Länge von über 1 cm erreicht.

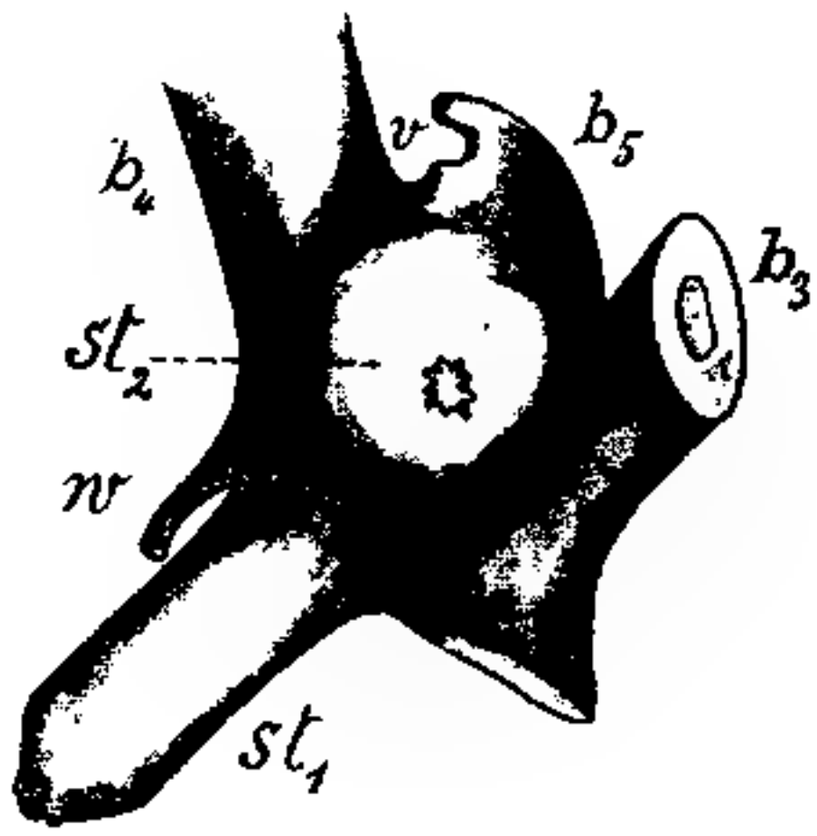


Fig. 1[1]. Vergrößerung 17.

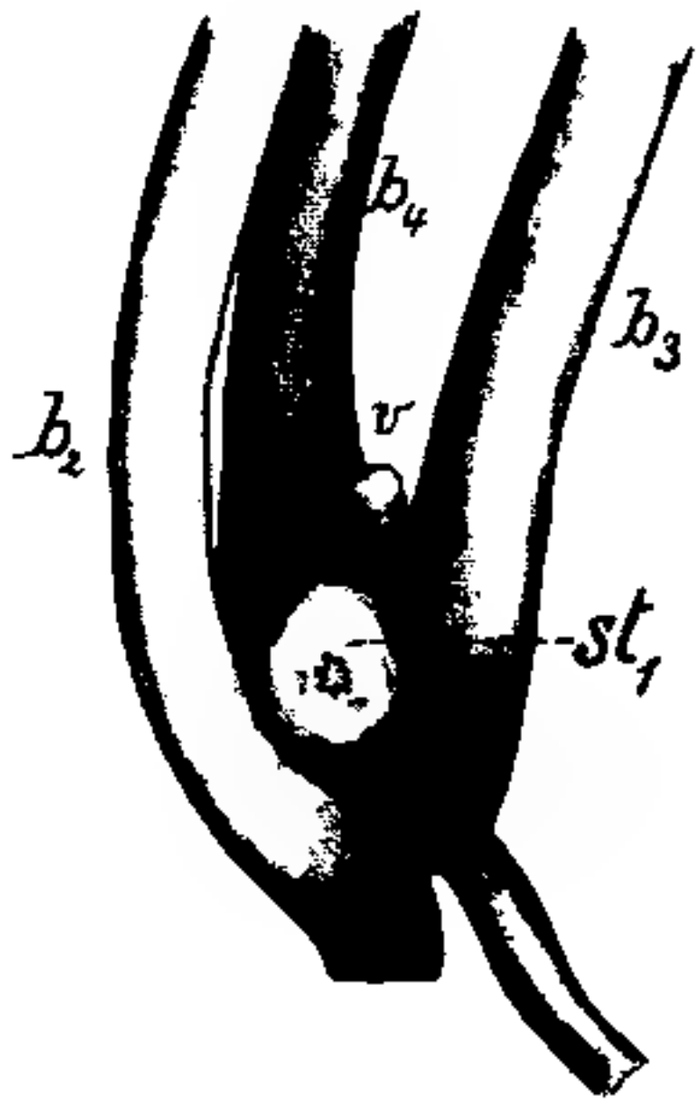


Fig. 2. Vergrößerung 17.

Nachdem das Seitenorgan die Warzengestalt erlangt hat, folgt in der Regel eine Ruheperiode, deren Dauer je nach dem Bedürfnisse des Individuums bald länger bald kürzer ausfällt. Damit hängt auch die Gestalt der Scheitelzelle des Organs in diesem Stadium zusammen: da keine Segmentierung erfolgt, ist es fast unmöglich, in der von ziemlich derben Membranen umschlossenen polygonalen Zelle die dreiseitige Achsenscheitelzelle eines Farnes zu erkennen.

Bevor nun diese Scheitelzelle mit intensiver Arbeit einsetzt, entwickelt sich vorzüglich durch Zellteilung und Streckung im Gewebe der Warze aus dieser zunächst ein kurzer zylindrischer Stummel, dessen Ende die Gestalt eines flachen

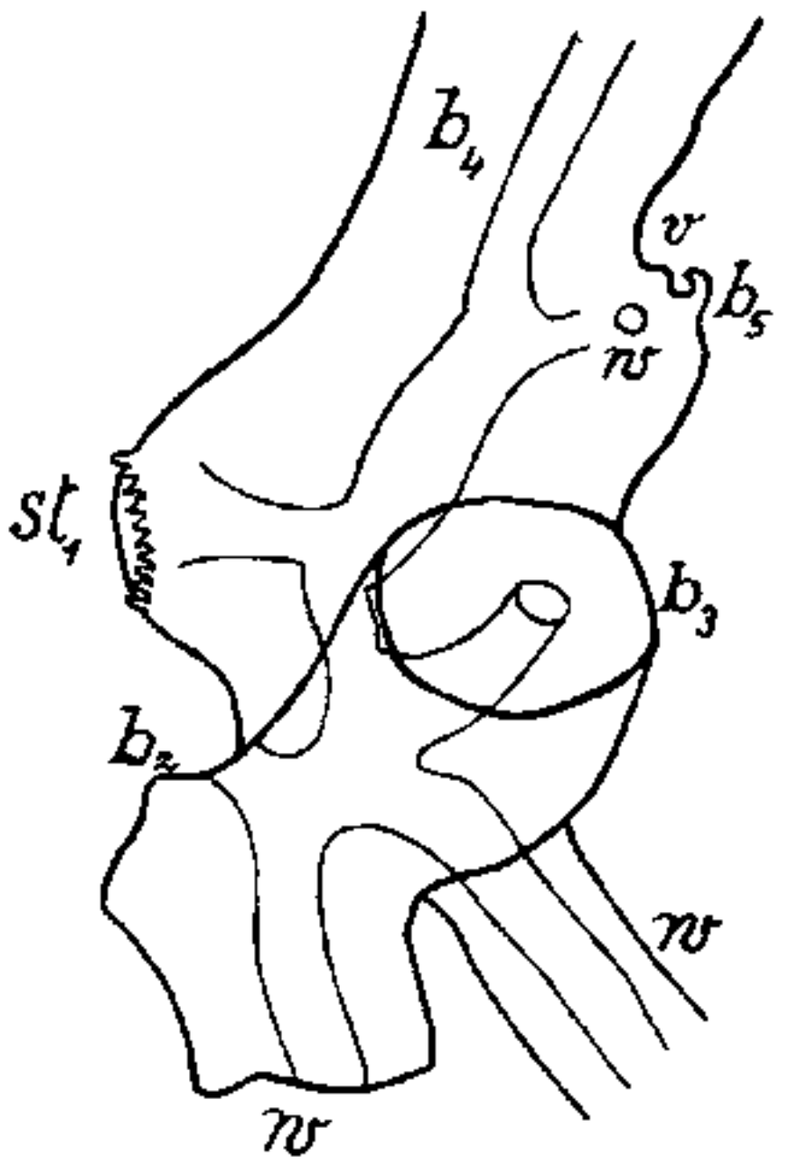


Fig. 3. Vergrößerung 33. Dasselbe Objekt wie in Fig. 2, um 90° gedreht, den Verlauf der Gefäßbündel zeigend, b_2 und b_3 abgeschnitten.

[1]) Bei allen Figuren bedeutet b_1 b_2 .... erstes, zweites usw. Blatt, st_1 st_2 .... erster, zweiter usw. Stolo, w Wurzel, v Vegetationspunkt. Bei sämtlichen Objekten wurden die Spreuschuppen fast vollständig entfernt, in den Zeichnungen sind sie überall weggelassen.

Kegels hat. Hiebei ist die Scheitelzelle vielleicht gar nicht beteiligt. Es sei hervorgehoben, daß durch diesen Schritt der ursprünglich stets seitlich an der Blattbasis befindliche Seitensproß sehr oft an die Außenseite des Blattes gerückt erscheint, wie das st_1 an b_4 in Fig. 1 sehr gut zeigt. So erklären sich auch die früheren Angaben der Forscher über den Ursprungsort der Stolonen. Lachmann schreibt[1]): „La tige dressée des Nephrolepis port au-dessous[2]) et à côté de ses feuilles, des organes considérés tantôt comme des stolons, tantôt comme des racines" und Velenovský[3]): „Aus dem beblätterten Wurzelstock wachsen zwischen den Blättern (besonders unter[2]) den Blattbasen) dünne . . . Ausläufer."

Die in den Figuren 1, 2 und 3 dargestellten Stadien der Seitenachsenentwicklung machen es überdies verständlich, daß Hofmeister wie bei Pteris auch bei Nephrolepis die Seitenzweige als Produkte der Blattbasen angesehen hat[4]), und ich muß gestehen, daß auch ich trotz Lachmanns ausdrücklicher Bemerkung[5]): „ . . . au dessous ou à côté de chaque feuille, il s'échappe de la tige même[6]) et non de la base au pétiole, comme le dit Hofmeister, un stolon qui s'allonge dans le sol ambiant" zunächst aus diesen Bildern auf eine Beziehung zur Blattanlage geschlossen habe. Freilich nicht in dem Sinne wie Hofmeister[7]), welcher die Stolonen aus Adventivknospen entstehen läßt, die sich an den Blattbasen entwickeln; aber ich dachte an eine Initiale, die entweder ein sehr früher Deszendent der Blattscheitelzelle oder doch mit der Blattinitiale einem gemeinsamen Segmente der Rhizomscheitelzelle entstammt sein könnte. Die kurze, in der Einleitung vorliegender Schrift mitgeteilte Bemerkung Lachmanns über die Initiale des Stolo läßt diese Möglichkeiten immerhin zu, um so eher, als bildliche Darstellungen des Gegenstandes fehlen. Ich habe schon im ersten Abschnitte vorgreifend vom Stolo als von einem selbständigen Produkte des Hauptachsenscheitels gesprochen, im folgenden sei darauf näher eingegangen.

Vor allem ist zu bemerken, daß der Scheitel des Rhizoms niemals gleichzeitig eine größere Zahl von Segmenten aufweist, an welchen die

---

1) A. a. O. pag. 146.

2) Im Original nicht gesperrt.

3) A. a. O. pag. 232.

4) Hofmeister, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen II. Abhandl. der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaft 1857.

5) A. a. O. pag. 149.

6) Im Original nicht gesperrt.

7) A. a. O. pag. 651.

ersten aufeinanderfolgenden Stadien der Ausgestaltung im Segmente studiert werden könnten. Wenn man die entwicklungsgeschichtlichen Bilder Kleins oder Knys im Kopfe hat, so findet man sich anfangs gar nicht zurecht und glaubt immer, man müsse in das Zellengewirre der Scheitelansicht Segmentabgrenzungen hineinlegen. Aus einer großen Zahl von Präparaten lernte ich endlich die Tatsache kennen, daß eine neue Segmentierung der Scheitelzelle von Nephrolepis gewöhnlich erst dann erfolgt, wenn das vorhergehende Segment bereits eine sehr weitgehende Stufe erreicht hat.

Die Anlage des Seitenorgans im Segmente erfolgt, wie aus den Figuren 4 und 5 ersichtlich wird, sehr bald; nur wenige Zellen trennen die Initialen des neuen Organs von der Stammscheitelzelle. In den seltensten Fällen trifft man am Vegetationspunkte mehr als eine Anlage, sehr selten neben dieser eben abgeschnittene Segmente.

Fig. 4.

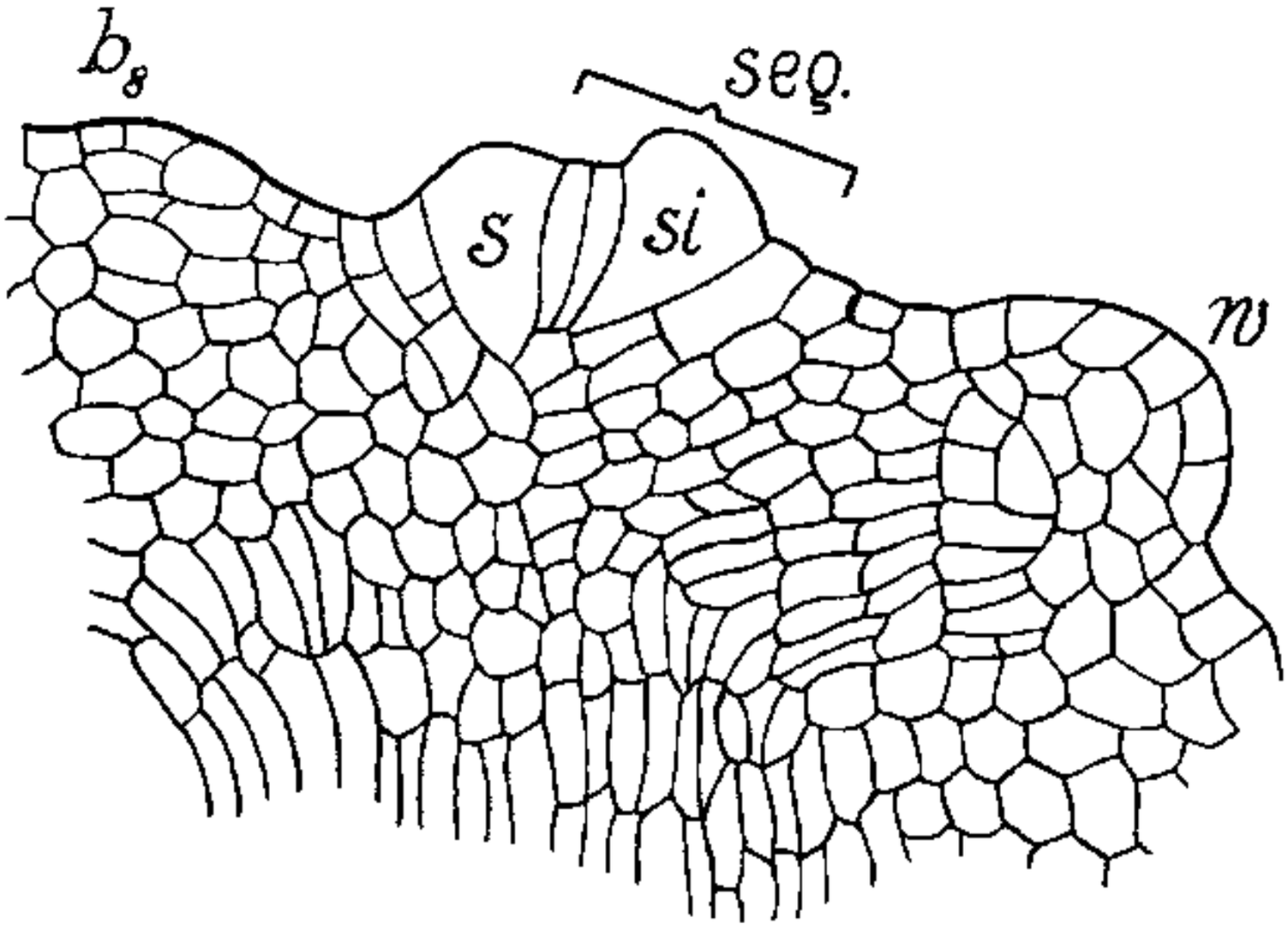


Fig. 5.

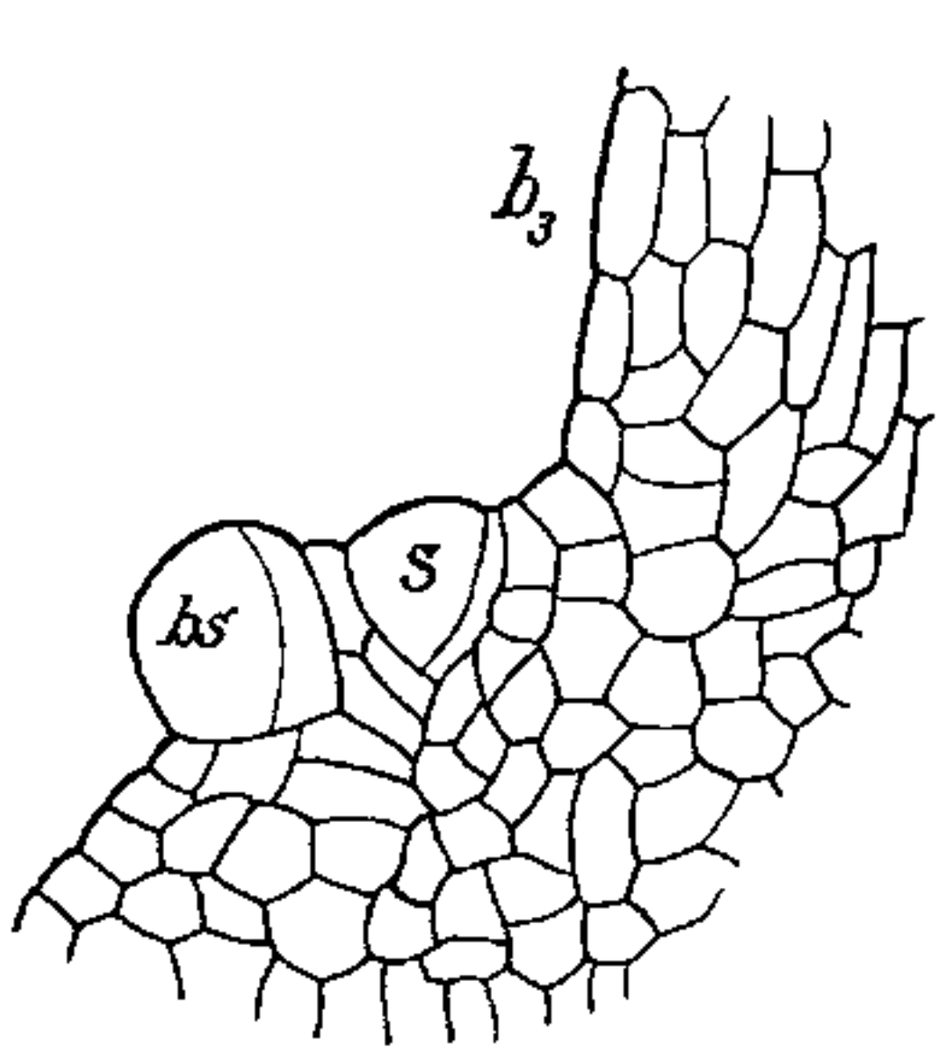


Fig. 4. Vergrößerung 250. Längsschnitt. *s* Rhizomscheitelzelle, *seg.* Segment, *si* Stoloinitiale.
Fig. 5. Vergrößerung 250. Längsschnitt. *s* Rhizomscheitelzelle, *bs* Blattscheitelzelle.

An den in Fig. 4 und 5 dargestellten Längsschnitten durch zwei verschiedene Stammscheitel ist der Unterschied zwischen der Blatt- und Sproßinitiale sehr gut erkennbar. Ganz im Gegensatze zu den Mutterzellen der Seitenzweige dorsiventraler Farne, welche nach Kleins Mitteilung[1]) sich sehr wenig oder gar nicht von den umgebenden Zellen abheben, so daß ihr Erkennen sehr schwierig wird, erreicht die Initial-

1) Klein, Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Bot. Ztg. 1884, 42 Jahrg., pag. 584.

zelle der Nephrolepisstolonen sehr bald eine beträchtliche Größe und ist besonders an einem im richtigen Zeitpunkte geführten und gut orientierten Längsschnitte, wie Fig. 4 zeigt, auch abgesehen von ihrer Gestalt durch die gewaltige Vorwölbung ihrer Außenmembran und durch ihre bedeutende Tiefe charakterisiert. Für die Herstellung der eingangs geschilderten Warze liefert die Zelle nur wenige Segmente. In diesen und in den Schwesterzellen der Initiale erfolgende Teilungen machen aus dem ganzen Segmente des Rhizomscheitels (*scg.* in Fig. 4) das bekannte warzenartige Gebilde, welches dem mittlerweile aus dem nächsten Segmente der Stammscheitelzelle erwachsenen jungen Blatte seitlich aufsitzt. Vergleiche die Figuren 1, 2 und 3 auf S. 349.

Die Blattscheitelzelle entspricht, wie am Längsschnitt in Fig. 5 zu sehen, vollkommen dem bekannten Typus und differenziert sich nach einigen vorbereitenden Teilungen im Segmente ebenfalls sehr bald.

Schon im ersten Abschnitte dieser Arbeit habe ich auf die verhältnismäßig große Zahl der am Vegetationspunkte aus den Blattbasen hervorwachsenden Wurzeln aufmerksam gemacht. In Fig. 4 ist eine solche junge Wurzel neben dem sproßbildenden Segmente, allerdings nicht median getroffen, wiedergegeben. Ich habe schon erwähnt, daß die Weiterentwicklung der angelegten Wurzeln besonders bei gekräftigten Individuen infolge der Tätigkeit der Wurzelstolonen sehr bald nachläßt und früher oder später ganz aufhört.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß Blatt und Seitensproß nicht in demselben Segmente des Stammscheitels ihren Ursprung nehmen, daß also sowohl beim Aufbau eines Blattes als auch bei der Bildung eines Seitenzweiges je ein besonderes Segment Verwendung findet.

Nach der Lagerung der Seitengebilde am Rhizome, besonders an dessen Spitze glaube ich auch ohne Rückhalt annehmen zu können, daß jedes Segment des Stammscheitels zu einem Organe wird, sei es nun Blatt oder Sproß. Ein genaues Verfolgen jedes einzelnen Schrittes der Scheitelzelle ist aus dem oben angegebenen Grunde, wie leicht einzusehen, unmöglich, doch scheint mir die Prüfung der Stellung der jungen Organe verbunden mit der mikroskopischen Untersuchung an einem und demselben Vegetationspunkte Anhalt genug. Diese Prüfung erfolgte allerdings nur an jüngeren Individuen (die ältesten besaßen vier Wedel mit andauerndem Spitzenwachstum) und es kann ja immerhin sein, daß das eine oder das andere Segment bei älteren Pflanzen sich nicht an der Organausbildung beteiligt; doch halte ich dies unter normalen Verhältnissen nicht für wahrscheinlich.

In Fig. 6 ist als Beispiel der Rhizomscheitel eines Individuums, das etwa die in Fig. 4 auf Tafel VIII dargestellte Entwicklungsstufe erreicht hat, gezeichnet. Die Zeichnung erfolgte nach einem Präparate, das nach Entfernung fast sämtlicher Spreuschuppen durch Aufhellung in Javellescher Lauge, Auflösung der Stärkemassen und darauffolgende allmähliche Übertragung in Xylol ohne jede Färbung gewonnen wurde. Auf b_9 folgt st_8, der sich eben zu strecken beginnt, auf diesen sofort st_9 und auf diesen als jüngstes Organ b_{10}, welches an seiner Basis bei v den schwach vorgewölbten Vegetationspunkt des Rhizoms trägt. Zur Zeit der Fixierung war kein neues Organ angelegt. Das Bild möge auch teilweise zur Illustration des im ersten Abschnitt über die Reihenfolge der Organe Gesagten dienen: es zeigt die direkte Aufeinanderfolge zweier Stolonen. Sowohl st_8 als auch die Basis des jüngsten Blattes weisen in großer Anzahl Wurzelanlagen (w) auf, die in der Zeichnung nur zum Teil sichtbar sind.

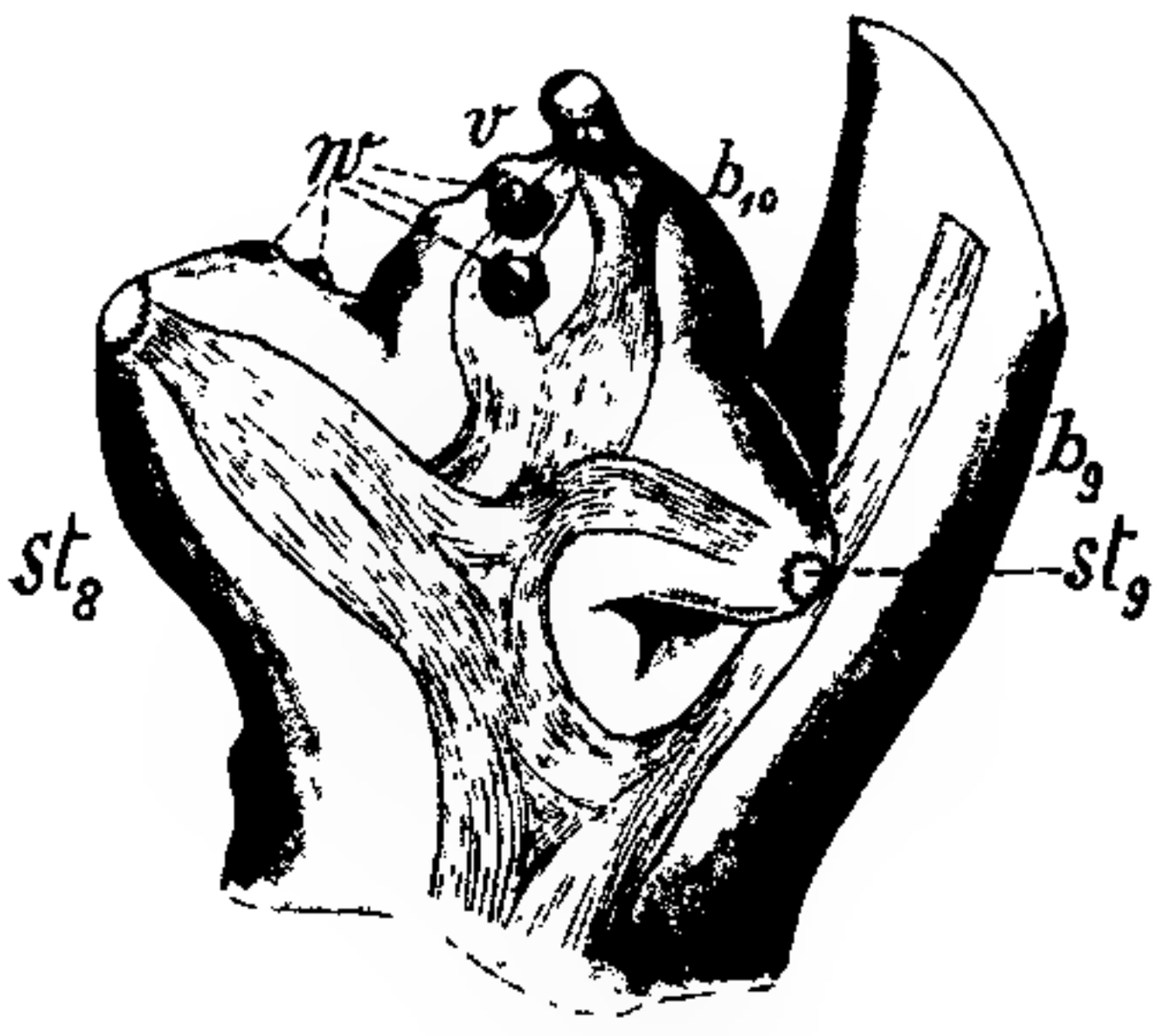


Fig. 6 Vergrößerung 17.

Wie gewöhnlich suchen auch hier die leitenden Elemente des jungen Organs auf kürzestem Wege den Anschluß an den Leitstrang des vorhergehenden Organs, sei es nun Blatt oder Achse. Es ergibt sich das sowohl aus Fig. 6 als auch aus der Fig. 3 auf S. 349.

Suchen wir zum Schlusse uns ein Bild zu machen von der Beziehung zwischen Zahl der Segmentierungen im Rhizomscheitel und Zeit, so gelangen wir zur Feststellung einer bemerkenswerten Geschwindigkeit, die wenigstens bei jüngeren Individuen in großem Kontraste zu den Wachstumsverhältnissen sehr vieler einheimischer Farne steht. Das in Fig. 4 auf Tafel VIII dargestellte Individuum ist, wie schon einmal erwähnt, drei Monate alt und trägt neun Blätter (b_1 und b_2 sind abgefallen), sieben Stolonen, überdies noch innerhalb der Spreuschuppen zwei junge Stolonen und ein junges Blatt. Rechnen wir das erste Blatt weg, so ergeben sich 18 Organe oder nach unseren Ausführungen 18 Segmente der Stammscheitelzelle des Farnes. Dies verhältnismäßig rasche Arbeiten des Rhizomscheitels

in der Jugend wird verständlich, wenn wir an die Funktion der erstangelegten Stolonen denken und an die Notwendigkeit dieser Organe für das emporwachsende Individuum, die sich aus ihrer Funktion ergibt. Späterhin verlangsamt sich das Tempo. Leider kann ich den Zeitpunkt für das Eintreten der Fertilität der Wedel nich angeben. Heute sind die Pflanzen über anderthalb Jahr alt, die kräftigsten Wedel haben nahezu $^1/_2$ m Länge erreicht, sind aber noch vollkommen steril[1]).

3. Ergebnisse der epiphytischen Kultur. — Gedanken über die Entstehung des Epiphytismus von Nephrolepis.

Mitte Juni 1906 wurde eine Reihe von Prothallien mit eben gekeimten Farnpflänzchen auf zwei Holzstücke gebracht. Auf das eine derselben, ein unzersetztes Aststück, kamen die Prothallien mit den kleinen Erdklümpchen, welche an den Rhizoiden und dem ersten Würzelchen hafteten, in geeignete Ritzen der Rinde. Als zweite Unterlage diente die Hälfte eines abgerindeten, im Innern vollständig vermoderten Holzstückes. Der Moder wurde durch den noch unzersetzten peripheren Holzmantel und überdies durch einige herumgewickelte Drähte zusammengehalten. Vor der Beschickung mit den Prothallien verblieb das Stück zu gründlicher Durchfeuchtung längere Zeit im Wasser. In den feuchten Moder wurden die Keime an verschiedenen Stellen eingesetzt. Ich wählte zwei verschiedene Tragstücke, da mir darum zu tun war zu erfahren, welchen Weg die erstangelegten Stolonen der sich entwickelnden Pflänzchen in jedem Falle einschlagen würden. Beide Tragstücke wurden vertikal in der warmen Kiste des Gartens aufgehängt und sehr feucht gehalten. Es währte nicht lange und die ersten Stolonen machten sich bemerkbar. In allen Fällen waren sie zunächst gegen die Unterlage gerichtet und wuchsen in der eingeschlagenen horizontalen Richtung fort, bis die Unterlage erreicht war. Schon daraus ergibt sich, daß meine in der ersten Mitteilung veröffentlichte, erstgefaßte Meinung über das Vorhandensein von positivem Geotropismus bei den ersten Stolonen der jungen Nephrolepispflanze nicht zutreffend war[2]).

1) Während der Drucklegung der Arbeit konnte folgendes im Tagebuche vermerkt werden:

5. November 1907: An zwei Wedeln der kräftigsten Pflanze mit freiem Auge Sori bemerkbar.

15. Jänner 1908: Sporangien öffnen sich.

Demnach erreichte das kräftigste Individuum meiner Kultur nach Ablauf von 2 Jahren die Sporenreife. (Wedellänge 80 cm.)

2) Sperlich a. a. O. pag. 454 und 458; vergl. auch pag. 344 dieser Arbeit.

Es seien nun die Stolonen der auf dem vermoderten Stücke befindlichen Pflanzen in ihrer Weiterentwicklung kurz geschildert. Von einer Einstellung in die Schwerkraftrichtung oder einer offenkundigen Beeinflussung des Wachstums seitens der Schwerkraft war auch fernerhin nichts zu sehen. Die Stolonen bohrten sich vielmehr in der ursprünglich eingeschlagenen Richtung in den Moder ein, gleichviel an welcher Stelle das betreffende Pflänzchen saß. In Fig. 7 auf Tafel VIII ist ein Teil dieser Kultur etwas verkleinert abgebildet. Das Individuum *A* zeigt ganz deutlich, wie sich seine Stolonen gegen die Unterlage gewandt haben und wie sie im Moder verschwinden. Durch Entfernung von Substrat wurden sie teilweise sichtbar gemacht. Die Untersuchung dieser Seitenachsen zeigte, daß sie wie die Wurzelstolonen der Bodenpflanzen reichlich Wurzeln getrieben hatten und nach Erreichung einer bestimmten Länge ihr Wachstum sistiert worden war. Für die Wurzelstolonen von Nephrolepis ergibt sich somit zur Zeit ihres kräftigsten Wachstums das Vorhandensein von positivem Hydrotropismus. Wie immer die feuchte Unterlage im Raume orientiert sein mag, immer richten sich die ersten Ausläufer des jungen Pflänzchens schon von allem Anfange an nach derselben. So erklärt sich auch das regelmäßige Abwärtsstreben der jungen Stolonen bei Bodenpflanzen, das mich anfangs zur Annahme von positivem Geotropismus geführt hatte[1]). Jedenfalls erscheint es auf Grund dieser Tatsache auch berechtigt, manche scheinbar regellose Krümmung eines Bodenstolo im Erdreiche auf Verschiedenheiten im Feuchtigkeitsgehalte benachbarter Bodenpartien zurückzuführen. Aus diesen Erfahrungen aber auf den Mangel jedes Geotropismus bei den Wurzelstolonen zu schließen, wäre verfrüht[2]); es sind jedenfalls noch weitere Versuche notwendig, zu denen ich hoffentlich noch Gelegenheit finden werde. Gleich hier kann ich jedoch bemerken, daß die Untersuchung einer großen Zahl von Ausläuferspitzen in keinem Falle trotz großen Reichtums an Stärkekörnern eine gesetzmäßige Orientierung derselben in irgend welchem Gewebe ergeben hat.

Die gleiche Vorsicht ist auch rücksichtlich des Heliotropismus am Platze, obwohl auch von einer Beeinflussung durch negativen Heliotropismus, an den zunächst gedacht werden könnte, kaum etwas zu beobachten war. Die Fig. 7 auf Tafel VIII zeigt ja, daß die Pflanzen in verschiedenster Lage am vertikalen Tragstücke sitzen, mithin ihre Stellung zu dem von oben seitlich einfallenden Lichte eine verschiedene war.

1) Sperlich a. a. O. Taf. III, Fig. 4.

2) Lachmann nimmt für die Bodenstolonen schwachen Geotropismus an; vergl. a. a. O. pag. 150.

Gleichwohl wuchsen die Wurzelstolonen sämtlicher Individuen von allem Anfange direkt der feuchten Unterlage zu.

Nach der Ausbildung der Wurzelstolonen erfolgte auch bei diesen Exemplaren das Hervorwachsen eigentlicher „Ausläufer", wie die Abbildung zeigt, in geringer Zahl. Über die Reizbarkeit dieser Organe eine Vorstellung zu gewinnen, war mir bis jetzt unmöglich. Als Beispiel für die sonderbaren bei Luftstolonen vorkommenden Änderungen in der Wachstumsrichtung diene eine Luftstolo des Individuums *B*, der bei *a* im Substrate verschwindet, um bald darauf bei *b* wieder ans Licht zu kommen und seitwärts weiterzuwachsen, eine Erscheinung, die bei Bodenpflanzen nicht selten auftritt.

Verfolgen wir nun noch die Stolonenentwicklung bei dem Pflänzchen auf dem unzersetzten Aststücke. Auch hier wuchsen diese Organe zunächst gegen die Unterlage: die feste Beschaffenheit derselben verhinderte selbstverständlich das Eindringen. Diese Behinderung reizt die Stolonen sichtlich zu sehr intensivem Längenwachstum, welches nach den verschiedensten Richtungen erfolgt, nachdem das Organ die Unterlage erreicht hat. In jedem Falle aber wächst es derart, daß es dem Tragaste eng angepreßt bleibt. An der angepreßten Flanke entstehen mehrfach Wurzeln, deren Leben nicht von langer Dauer ist. Die fehlende Möglichkeit, sich in ein weiches Substrat einzubohren, zwingt aber nicht nur die erstangelegten Stolonen zu kräftigem Längenwachstum, sondern veranlaßt auch das Individuum zu reicherer Anlage dieser brauchbaren Werkzeuge. Schlafende Augen dürften hier wohl kaum je zu finden sein. Die Stolonen, deren Querdurchmesser auch späterhin oft nur die Hälfte des Durchmessers der träg wachsenden Wurzelstolonen erreicht[1]), werden im wahren Sinne des Wortes zu Bindfäden, welche die Befestigung des jungen Pflänzchens an dem Tragaste besorgen. Teilweise erinnern sie im Kleinen an die wie Gurten den Tragbaum umspannenden Haftwurzeln der Aroideen. Ob sie wenigstens anfänglich wie diese für Kontaktreize empfindlich sind und ob sich auf diese Weise das Anschmiegen an den Tragast in jeder beliebigen Lage erklären läßt, bleibt fraglich. Ich bin eher geneigt auch hiefür die Feuchtigkeit des Substrates, in diesem Falle der Rinde verantwortlich zu machen. Für das Vorhandensein von Hydrotropismus spricht die Erscheinung, daß die Stolospitze, wo immer sie weichere und zugleich feuchte Stellen in der Rinde vorfindet, sofort die Tendenz zeigt, sich in dieselben einzubohren.

1) Auf die verschiedene Querschnittsgröße der raschwüchsigen Ausläufer und der Bodenstolonen habe ich schon in meiner ersten Abhandlung über diese Organe aufmerksam gemacht. Vergl. auch a. a. O. Taf. III, Fig. 11 und 12.

Von Geotropismus merkt man auch an diesen Organen nichts; sie wachsen nach oben ebensogut wie nach unten, in horizontaler Richtung ebensogut wie schräg nach oben oder unten. Auch ein bestimmter Heliotropismus scheint kaum vorhanden zu sein. Ich beobachtete, wie die Organe sich das eine Mal an der Stütze von der beschatteten Seite derselben gegen die belichtete, das andere Mal gerade umgekehrt aus dem Lichte in den Schatten fortbewegten.

Nachdem die junge Pflanze durch die Tätigkeit der ersten Stolonen an die Unterlage festgemacht ist, ändert sich das Verhalten der späteren Ausläufer ganz analog wie bei der Bodenpflanze, deren Verankerung und Kräftigung die Wurzelstolonen besorgt haben: die Ausläufer halten sich von diesem Zeitpunkte an nicht mehr an die Unterlage und wachsen scheinbar ganz regellos bald dahin, bald dorthin.

Die eben geschilderten Verhältnisse soll Fig. 6 auf Tafel VIII einigermaßen illustrieren. Leider kam ich nicht dazu, das Objekt vor dem im ersten Abschnitt erwähnten Unfalle zu photographieren: wir sehen im Bilde zwei bereits zu schönen, üppigen Pflanzen emporgewachsene Individuen im abgestorbenen Zustande. Jedenfalls läßt sich das über Zahl und Wachstum der Ausläufer Gesagte noch gut erkennen. Hervorgehoben sei, daß die Loslösung der Stolonen vom Tragaste, die besonders links oben zu bemerken ist, zum größten Teil erst erfolgte, als die Pflanzen abgestorben waren; einzelne Ausläufer hatten sich schon zu Lebzeiten im weiteren Verlaufe ihres Wachstums unabhängig gemacht.

Aus den Erfahrungen, welche die geschilderten Kulturen uns vermittelt haben, ergibt sich, daß die Stolonen der jungen Nephrolepispflanze auch bei epiphytischer Lebensweise vortreffliche Dienste leisten und es fällt nicht schwer, gerade in dem Besitze dieser merkwürdigen Organe den Ausgangspunkt für die allmähliche Emanzipation von der Scholle und die Entwicklung zum Epiphyten zu erblicken.

Aus beblätterten Seitenzweigen des Rhizoms von Nephrolepis haben sich, wie im ersten Abschnitte schon mitgeteilt, wahrscheinlich zunächst die Wurzelstolonen entwickelt, welche durch ihre neue Funktion an der Blattbildung verhindert wurden. Die Blattlosigkeit ging dann auch auf später angelegte Seitenzweige der Hauptachse über und die Vegetationsspitze jener, deren zugeführtes Material nicht für den Aufbau von Blattorganen erschöpft zu werden brauchte, konnte die Stoffe für eine ansehnliche Verlängerung und für neue Seitenzweige verwerten. Die weitausgreifenden Ausläufer, welche heute die vegetative Vermehrung und die Ausbreitung der Pflanze über ein weites Areal vermitteln, in-

dem Seitenzweige, wie bekannt, plötzlich mit der Blattbildung beginnen und nach erfolgter Bewurzelung zu neuen von der Mutterpflanze unabhängigen Individuen werden, waren dem Farne auch bei der Erklimmung der Tragbäume behilflich und ermöglichten dadurch die allmähliche Anpassung der Pflanze an eine rein epiphytische Lebensweise. Zunächst werden an Baumstämmen entwickelte Pflanzen nur Seitengebilde zufällig emporgewachsener Ausläufer von bodenständigen Mutterindividuen gewesen sein, wie sie noch heute am natürlichen Standorte bei bestimmten Arten gefunden werden. Erst allmählich entwickelten sich aus Sporen, die baumständigen Tochterpflanzen entstammten und in Unebenheiten der Rinde gelangt waren, Vorkeime und Pflänzchen, die ohne ernährende Scholle selbständig erstarken konnten. Auch hiebei kam wieder der Besitz der Stolonen, die, wie wir gesehen, sowohl bei lockerer als auch bei fester Unterlage ein vorzüglicher Verankerungsapparat sind, sehr zustatten.

Der Ausbreitung epiphytischer Individuen waren wohl anfänglich durch die Feuchtigkeitsverhältnisse der Baumrinde und des sie bedeckenden Substrates Grenzen gezogen: es ist wenigstens nach dem, was wir über den Einfluß der Feuchtigkeit der Unterlage auf die Wachstumsrichtung der Stolonen wissen, nicht leicht vorstellbar, daß sich die junge Nephrolepispflanze aus dem Prothallium an einem trockenen Standorte jemals hätte entwickeln und kräftigen können. Da setzte zur Überwindung der Trockenheit des Standortes bei einigen Formen der Gattung die Ausbildung bestimmter Seitenachsen zu Wasserspeichern ein, es entstanden die bekannten Knollen. Ich betrachte dieselben als eine Partialsukkulenz des Achsensystems der Pflanze, erworben im Kampfe mit der Trockenkeit. Es ist dieselbe nach meiner Meinung für manche Fälle wenigstens in gleicher Weise als Anpassungserscheinung an die epiphytische Lebensweise aufzufassen wie die Sukkulenz vieler epiphytischer Phanerogamen. Und wieder war zu dieser Einrichtung die Fähigkeit reicher Achsenverzweigung, die Stolonenbildung, eine überaus günstige Vorbedingung.

Bis zu welchem Grade der Vollkommenheit diese Wasserreservoire gewisser Arten oder Rassen gediehen sind, läßt sich aus einer Mitteilung Heinrichers entnehmen, der zwei auf Java gesammelte Knollen einer Nephrolepis cordifolia noch nach $2\,^1/_4$ Jahren in vollkommen frischem Zustande vorgefunden, obwohl sie ohne besonderen Schutz trocken aufbewahrt von Java nach Europa mitgenommen worden waren[1]. Heinricher hat überdies nachgewiesen, daß die Knollen dreier

[1] Heinricher a. a. O. pag. 44.

Nephrolepisarten[1]) zur Regeneration von Pflanzen sehr geeignet sind, daß diese Regeneration sowohl am Lichte als auch im Dunkeln, nicht nur an Knollen, die sich unter der Erde, sondern auch an solchen, die sich über derselben befinden, erfolgt, und daß im allgemeinen die Abtrennung der Knollen von der Mutterpflanze als ein die Regeneration auslösendes Moment aufzufassen ist. Hierin erblicke ich die Erreichung des höchsten Grades im Prozesse der Vervollkommnung einer Einrichtung, die ursprünglich bloß der Wasserversorgung des Stockes als solchem gewidmet war und wahrscheinlich noch heute einzelnen Arten oder Rassen nur in diesem Belange dient[2]): die Regenerationsfähigkeit der Knollen macht auch das Entstehen neuer Individuen, mithin die Vermehrung der Art von der Beschaffenheit des Substrates unabhängig.

Diese Ableitung der Nephrolepisarten oder -rassen mit regenerationsfähigen Knollen von solchen, deren Knollen bloß Wasserspeicher sind, und die Ableitung dieser von knollenlosen Arten, ebenso die Auffassung der Knollen als im Kampfe mit der Trockenheit des Standortes erworbene Sukkulenz gewisser Sprosse ist vollkommen mit dem vereinbar, was auf der einen Seite Heinricher, der vor allem die Regeneration im Auge hat, auf der anderen Seite Goebel, der auf Grund seiner Versuchsrasse besonders die Wasserspeicherung der Knolle betont[3]), über den Einfluß der Standorts- und der übrigen Außenbedingungen auf die Knollenbildung denken[4]). In Übereinstimmung mit Heinricher glaube auch ich, daß bei denjenigen Nephrolepisarten, welche die Fähigkeit, regenerierende Knollen zu bilden, erworben haben, günstige Ernährungsbedingungen der Mutterpflanze (dies im weitesten Sinne gefaßt) als für die Ausbildung dieser Organe maßgebend anzunehmen sind und mit Goebel erachte ich die Feuchtigkeitsverhältnisse des Standortes als maßgebende Bedingung bei jenen Arten oder Rassen, deren Knollen die Fähigkeit zu regenerieren entweder gar nicht oder nur in sehr unvollkommener Weise erreicht haben.

---

1) Es sind dies N. cordifolia Presl. subsp. a tuberosa, N. hirsutula Presl., über deren Fähigkeit Knollen zu bilden wir erst durch Heinricher unterrichtet wurden, und N. Pluma Moore, philippinensis.

2) „Regeneration gelang nicht", schreibt Heinricher a. a. O. pag. 72, „mit den Knollen der aus Java mitgebrachten N. cordifolia und mit einzelnen aus botanischen Gärten erhaltenen Knollen, die mit den javanischen darin übereinstimmten, daß sie durch eine besonders bleiche Färbung, die auch bei Lichtexposition nicht durch Ergrünung verändert wurde, übereinstimmten."

3) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen I. Marburg 1889, pag. 203 204.

4) Vergl. den Abschnitt: Einfluß der Standorts- und allgemein der Außenbedingungen auf die Knollenbildung, pag. 66 in Heinrichers zitierter Abhandlung

Kehren wir zum Schlusse zu dem zurück, was ich über die Entstehung des Epiphytismus bei unserem Farne denke, so kann zusammenfassend gesagt werden: Nephrolepis wurde und wird noch heute zum Epiphyten durch allmählich sich vollziehende Emanzipation von der ernährenden Erdscholle in analoger Weise, wie sich viele phanerogame Epiphyten nach A. F. W. Schimper aus im Boden wurzelnden Lianen entwickelt haben. Ausgangspunkt und wichtigstes Mittel zur Erreichung der Möglichkeit epiphytischer Lebensweise war bei unserem Farne die Fähigkeit reicher Achsenverzweigung unter Bewahrung einer großen Plastizität im Bereiche der Achsen.

Zusammenfassung.

1. Die Anlage des ersten Stolo erfolgt bei der aus dem Prothallium sich entwickelnden Nephrolepispflanze sehr bald, und zwar entweder nach dem dritten oder nach dem vierten Blatte. Der erste Stolo ist demnach entweder das dritte oder das vierte Seitenprodukt der Stammscheitelzelle des Farnes.

2. Wie bei den auf Grund vegetativer Vermehrung entstehenden Pflänzchen sind auch bei der Keimpflanze von Nephrolepis die ersten Seitenachsen ihrer Funktion nach Wurzelträger. Ihre Zahl kann bei kräftigeren Individuen im Durchschnitt mit zehn angegeben werden. Sie ersetzen die Wurzeln erster Ordnung der anderen Farne vollkommen.

3. Der Stolo ist wie das Blatt das Produkt eines eigenen Segmentes der Stammscheitelzelle. Sowohl Blatt- als auch Achseninitiale differenzieren sich im Scheitelsegmente sehr bald.

4. Aus dem achsenbildenden Segmente entsteht zunächst vorzüglich unter Mithilfe der Zellen, welche mit der Stoloinitiale bei den vorbereitenden Teilungen des Rhizomscheitelsegmentes gebildet wurden, ein rundlicher Höcker, welcher der Basis des nachfolgenden Blattes, wenn ein solches angelegt wurde, seitlich aufsitzt. Aus dem Höcker entwickelt sich wesentlich durch Streckung seiner Zellelemente ein kurzer zylindrischer Stummel mit kegelförmigem Ende, der aus dem Spreuschuppenpelze des Rhizoms herauslugt. Erst von diesem Zeitpunkte an setzt die dreiseitige Scheitelzelle des Stolo mit intensiver Tätigkeit ein.

5. Solange das Individuum noch Blätter trägt, deren Scheitelzellwachstum durch Randzellenwachstum ersetzt wird, folgt jeder Blattanlage eine Achsenanlage. Später richtet sich die Stoloanlage nach dem jeweiligen Bedürfnisse: es können sowohl zwei Stolonen unmittel-

bar nacheinander als auch zwei, vielleicht auch mehrere Blätter nacheinander entstehen.

6. Jedes Segment des Rhizomscheitels wird normalerweise zu einem Organ, sei es Blatt oder Achse. Sicher konnte diese Erscheinung allerdings nur bei jugendlichen Individuen verfolgt werden.

7. Bei epiphytischer Lebensweise dienen die ersten Stolonen des Pflänzchens der Verankerung und Befestigung. Ist die Unterlage locker, so bohren sie sich nach Art der Wurzelstolonen bei Bodenpflanzen in das Substrat ein und verhalten sich auch im übrigen wie Wurzelstolonen; ist die Unterlage fest, so werden sie in größerer Zahl ausgebildet und erreichen, indem sie der Unterlage fest angedrückt wachsen, bei geringem Querdurchmesser rasch eine bedeutende Länge. Auf diese Weise erscheint das Individuum wie mit dünnen Schnüren an die Stütze gebunden.

8. Von größtem Einflusse auf die Wachstumsrichtung der ersten Stolonen sind die Feuchtigkeitsverhältnisse des Substrates. Die Organe sind in hohem Grade positiv hydrotropisch. Wieweit und ob überhaupt Geo- und Heliotropismus bei denselben vorhanden, müssen erst weitere Versuche lehren. Über die Reizbarkeit der späteren Seitenachsen, der eigentlichen Ausläufer, konnte keine Vorstellung gewonnen werden.

9. Es ist bei zwei jungen Individuen gelungen, durch Verletzung des Hauptachsenscheitels Stolonen bald nach ihrer Anlage zur Blattbildung zu zwingen. Ein Exemplar wies zwei beblätterte Seitentriebe der Hauptachse auf, überdies trug einer dieser Triebe einen beblätterten Seitentrieb zweiter Ordnung. Der Fall zeigt uns ein Nephrolepisrhizom mit normal beblätterten Seitenachsen.

10. Auf Grund dieser Tatsache und der Erfahrungen, die bei der Keimpflanze gewonnen wurden, erscheint die Annahme berechtigt, daß die Verzweigung eine phyletisch alte Eigenschaft der Nephrolepisachse ist und daß als erste und ursprünglichste Modifikation der anfänglich normal beblätterten Seitentriebe die Ausbildung von Wurzelstolonen erfolgte. Diese Funktion der Seitenzweige wird auf Grund eigener Erfahrungen und der Versuchsergebnisse Heinrichers für die Sistierung der Blattanlage und die sich aus derselben ergebenden weiteren Eigenschaften verantwortlich gemacht.

Eine bestimmte Vorstellung über die Entstehung der epiphytischen Lebensweise bei Arten unseres Farnes ist schon am Schlusse des letzten Abschnittes zusammenfassend wiedergegeben worden.

Innsbruck, botanisches Institut der Universität, im September 1907.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII.

Bei allen Figuren bedeutet b_1, b_2 . . . erstes, zweites usf. Blatt; st_1, st_2 . . . . erster, zweiter usf. Stolo; w Wurzel. Die Bezeichnungen in Fig. 7 sind im Texte erklärt.

Fig. 1. Junges Pflänzchen mit 4 Blättern und einem Stolo. $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 2. Junges Pflänzchen, die Gestalt der aufeinander folgenden Blätter zeigend. $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 3. Junges Pflänzchen mit 6 Blättern und 3 Stolonen. $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 4. 3 Monate alte Pflanze mit 9 Blättern und 7 Stolonen. $^1/_2$ nat. Größe

Fig. 5. Pflanze mit regelrecht beblätterten Seitenzweigen. $^5/_7$ nat. Größe. Zwischen den Stummeln der abgestorbenen Wedel b befand sich der Vegetationspunkt der ursprünglichen Hauptachse. v_1 und v_2 beblätterte Seitentriebe dieser Achse. v_3 beblätterter Seitenzweig und *wst* Wurzelstolonen der Achse v_1.

Fig. 6. Zwei auf einem Aststücke epiphytisch kultivierte Individuen, in abgestorbenem Zustande photographiert. Zahl und Länge der Stolonen ist bedeutend. $^3/_8$ nat. Größe.

Fig. 7. Teil der Kultur auf einem vermoderten Holzstück. Nahezu nat. Größe.

Über Androdiöcie und Andromonöcie bei Lilium croceum Chaix[1]) und die systematischen Merkmale dieser Art

Von **E. Heinricher.**

(Mit 3 Abbildungen im Text).

Auf der Ende Juni 1906 mit meinen Hörern in die Umgegend des Gardasees unternommenen Exkursion fand ich an den Gehängen des Monte Baldo, oberhalb Nago, in einer Region voralpiner Matten — die auch reichlich Asphodelus albus aufweisen — in vielen Exemplaren Lilium croceum und stellte fest, daß die Individuen hier konstant entweder männlich oder zwitterig waren. Die Tatsache war mir neu und ich erinnere mich auch nicht, an dem verwandten Lilium bulbiferum[2]), solches beobachtet zu haben. Eine spätere Nachschau in den

---

1) Lilium croceum wurde früher als eine Form des Lilium bulbiferum betrachtet (vgl. z. B. Kerner, „Pflanzenleben", Bd. II, S. 456), während man in neuerer Zeit, und wohl mit Recht, dazu neigt, in demselben eine gute Art zu erblicken. Die Hausmannsche Flora von Tirol (Innsbruck 1851—1854) nennt dieselbe nicht, die „Flora der gefürst. Grafschaft Tirol und Vorarlbergs" von Dalla Torre und Sarnthein (Bd. VI. 1906) führt sie hingegen für beide Länder an und macht aufmerksam, daß die Pflanze in ihnen jedenfalls noch viel verbreiteter ist, als bisher bekannt geworden. Aus Tirol werden die Standorte: Mendel, Bozen, Runkelstein, San Martino, Tione, Terlago, in der Umgebung Trients, angeführt.

In der „Exkursionsflora der Schweiz" (9. Aufl., Aarau 1901) von Gremli wird als unterscheidendes Merkmal von L. bulbiferum für L. croceum angegeben „Blattwinkel ohne Zwiebelchen". In der Tat fehlen die bei L. bulbiferum einzeln oder als Beiknospen zu 2—3 lateral nebeneinanderstehenden Bulbillen, doch eine einzelne Knospe, wenn auch weniger einer fleischigen Bulbille ähnelnd, fand sich auch in den Blattachseln blütentragender Exemplare des L. croceum vom Standorte oberhalb Nago. Ob dieselbe als vegetatives Propagationsorgan noch in Betracht kommt, müßten erst Versuche erweisen. Über das Verhalten nichtblühender Exemplare soll später die Rede sein. Kerner sagt (l. c.), daß L. croceum fast immer Früchte mit keimfähigen Samen zur Reife bringt, während bei L. bulbiferum dies fast niemals der Fall sei. Wie man sieht, lauten aber die Aussagen Fockes (vgl. das folgende Zitat) und Kerners bezüglich der Fruchtbarkeit des L. croceum entgegengesetzt.

2) Das L. bulbiferum in unserem botanischen Garten zeigte (1907) an allen Exemplaren wohl entwickelte Zwitterblüten. An einem Standorte oberhalb Völs, wohl der nächste in der Nähe Innsbrucks, an dem die Pflanze wild vorkommt, waren die Wiesen, in denen blühende Pflanzen gestanden waren, leider kurz vor dem Besuche desselben gemäht worden. Zwei Exemplare, die ich aus einem Bauerngarten bei Innsbruck erhielt, hatten nur Zwitterblüten. Beide Pflanzen waren außerordentlich kräftig; die eine mit 6, die andere mit 5 offenen Blüten und 3 Knospen. Auch in den letzteren war das Gynäceum in bester Weise entwickelt.

blütenbiologischen Werken zeigte aber, daß auch in diesen, so bei Herm. Müller[1]), Löw[2]), Kerner[3]) und Knuth[4]), keine diesbezüglichen Angaben aufzufinden sind.

Wenigstens für kultivierte Pflanzen von L. croceum fand ich aber nachträglich doch schon eine, mit meiner oben angeführten, übereinstimmende Beobachtung vermerkt. Focke („Ein Fall von Unwirksamkeit des eigenen Blütenstaubes", Österr. Bot. Zeitschr., 1878, S. 316) schreibt: „Lilium croceum Chaix. wird in Bremen und Umgegend häufig als Gartenpflanze kultiviert, trägt aber niemals Früchte" und erwähnt weiter der „bei dieser Art häufig vorkommenden männlichen Blüten, in denen der Stempel verkümmert ist". Meine Beobachtungen bestätigen dieses Verhalten demnach auch für die wildwachsende Pflanze.

Die männlichen Pflanzen vom Monte Baldo hatten stets ein Rudiment des Gynäceums in ihren Blüten, einen verkümmerten Fruchtknoten mit aufsitzendem, schwach ausgebildeten Griffel und ebensolcher Narbe, die etwa in halbe Höhe der Filamente zu liegen kam. Bei den Pflanzen mit Zwitterblüten hingegen war das Gynäceum sehr kräftig entwickelt, auf dem starken Griffel war die mächtige Narbe über die Antheren vorgeschoben.

Aufgefallen ist mir ferner, daß die Pflanzen mit männlichen Blüten (meist waren sie einblütig) allgemein schwächer waren als jene mit Zwitterblüten (von denen ich mehrere auch zweiblütig fand[5]), ein Verhalten, das an ein von H. Müller bei Veratrum album beobachtetes anschließt, demzufolge die schwächsten Pflanzen dieser Art rein männlich sind[6]).

---

1) „Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten", pag. 45. Leipzig 1881.

2) „Einführung in die Blütenbiologie", Berlin 1895 und „Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands", Stuttgart 1904.

3) „Pflanzenleben", Bd. II, pag. 300.

4) „Handbuch der Blütenbiologie", Bd. II, 2. Abt., pag. 483. Leipzig 1899.

5) An einem, von diesem Standorte etwas entfernteren, näher an Brentonico gelegenen, erinnere ich mich, auch mehr als zweiblütige, besonders starke Exemplare gesehen zu haben, die ich aber auf ihre sexuellen Qualitäten nicht geprüft habe, weil ich zu jenem Zeitpunkte die oben geschilderten Verhältnisse noch nicht erkannt hatte.

6) „Gradations between Hermaphroditism and Gynodioecism". Nature T. 24, 1881. Zitiert nach Correns, „Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflußbarkeit" (Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XLIV, Heft I, 1907). Correns erwähnt hier auch den sich anschließenden Fall, „daß bei Geum intermedium die fast ganz zwitterigen Pflanzen am größten, die (fast) völlig männlichen am schwächsten waren". Ich fand diese Angabe auf der später zu erwähnenden Exkursion auf den Monte Maggio auch für Veratrum Lobelianum bestätigt.

Die mitgeteilte Beobachtung regte in mir die Frage an, ob das Geschlechtsverhältnis des einzelnen Individuums wohl konstant ist, ob eine Pflanze, die einmal männliche Blüten gebracht hat, auch in der Folge nur solche entwickelt, oder ob die Qualität der Blüten vielleicht von der Kräftigkeit der Pflanze abhängt, so daß eine Pflanze, die ursprünglich männliche Blüten gebildet hat, bei kräftigem Gedeihen und Erstarken zur Bildung von Zwitterblüten überzugehen vermöchte [1]).

Um dieser Frage näher zu treten, wurden zwei männliche und eine weibliche Pflanze (alle einblütig) ausgehoben und werden nunmehr im hiesigen botanischen Garten kultiviert. Das Resultat mehrjähriger Beobachtung soll seinerzeit mitgeteilt werden. Da die weibliche Pflanze auch ihre Kapsel zur Reife gebracht hat [2]), soll außerdem das Verhalten der aus dem Samen hervorgehenden Deszendenz geprüft werden. Allein nicht nur diese verdient Beachtung, auch jene aus den Bulbillen wäre zu untersuchen, wenn die relativ schwachen Blattachselknospen von blühenden Exemplaren des L. croceum (Standort: oberhalb Nago) überhaupt regenerationsfähig sind. In gleicher Weise wäre die Zwiebelbrut eventuell zu prüfen, was ja allerdings schon durch den Verfolg der jährlichen Produkte einer Mutterpflanze geschieht, da der die Infloreszenz des Vorjahres ersetzende Trieb aus der Achselknospe einer Zwiebelschuppe hervorgeht. Es wäre von Interesse, zu erfahren, ob bei der vegetativen Vermehrung das Geschlecht der Mutterpflanze beibehalten wird, ob also ähnliche Verhältnisse herrschen, wie bei den Thallomen von Marchantia, bei denen die Brutknospen männlicher Pflanzen wieder solche und jene weiblicher wieder weibliche erzeugen, oder ob die Entstehung männlicher oder zwitteriger Pflanzen unabhängig vom Geschlecht der Mutterpflanze, hingegen abhängig von der besseren oder schlechteren Ernährung, von dem Grade des Erstarkens, sich ergeben würden.

Das sind Zukunftsaufgaben, an die ich erst herantreten kann, wenn durch neuen Besuch des Standortes mehr geeignetes Material zu den Versuchen beschafft sein wird.

---

1) Es sind das ähnliche Fragen, wie sie Correns experimentell schon behandelt hat und über welche, bezw. über die erzielten Ergebnisse, er in der früher zitierten Abhandlung berichtet. In dieser finden sich auch schon vorausgegangene Arbeiten desselben angeführt. Desgleichen gehört hierher die Abhandlung von C. Raunkiaer: „Über die Vererbung bei den heteromorphen Arten (Oversigt over det kgl. Danske Videnskabernes Selskalbs Forhandlingen, 1906).

2) Das stimmt mit der eingangs erwähnten Angabe Kerners über die Fruchtbarkeit des L. croceum überein.

Noch eine morphologische Erscheinung, die mir fremd war und die mir an dem Lilium croceum entgegentrat, will ich erwähnen. Das ist die Ausbildung eines Wurzelkranzes am Infloreszenzsproß, in 1 bis 2 cm Höhe oberhalb der Zwiebel.

Die beigegebene Abbildung (nach photographischer Aufnahme in $^1/_2$ Größe) zeigt einen Fall besonders starker Ausbildung. Eine Region von gut 1 cm Höhe ist dicht besetzt mit zum Teil ziemlich weit ausgreifenden, dem Infloreszensprosse entspringenden Wurzeln. Dieser Wurzelkranz übertrifft an Masse das Wurzelwerk, das sich an der Basis der Zwiebel befindet und seine Eignung, die Leistung des letzteren in hohem Grade zu unterstützen, ist nicht zu bezweifeln. Die Wurzeln sind dicht mit einem Pelze von Wurzelhaaren bekleidet und zeigt sich keine Lokalisierung derselben auf eine bestimmte Region hinter der Spitze, sondern die Haare bekleiden die Wurzeln von ihrer Basis bis zum Scheitel. Dabei besitzen die Wurzeln zum Teil eine beträchtliche Länge, bis zu 7 cm. Allerdings dürften diese bis zum Scheitel mit Wurzelhaaren versehenen Wurzeln ihr Längenwachstum alle schon abgeschlossen haben, denn bei einzelnen kurzen (1 cm), die offenbar noch nicht ausgewachsen sind, finden sich die Haare erst in einiger Entfernung vom Scheitel. Die aus der Zwiebel unterseits entspringenden Wurzeln verhalten sich in dieser Hinsicht gleich, nur sind hier zwei bis drei besonders starke Wurzeln als „Zugwurzeln“ ausgebildet. Mykorhizenbildung wurde nicht beobachtet.

Fig. 1.

Ich stelle nachträglich fest, daß einen in gleicher Weise ausgebildeten Wurzelkranz oberhalb der Zwiebel auch die blühbaren Exem-

plare von L. bulbiferum, des L. Martagon und des L. tigrinum aufweisen. Bei letzterem beobachtete ich einen, wenn auch nicht sehr starken Wurzelkranz oberhalb der Zwiebel, auch bei einer noch nicht blühbaren Pflanze. Jedenfalls ist also die besprochene Bildung in der Gattung Lilium verbreitet. L. candidum scheint sie zu fehlen. Allerdings war der Sproß der Pflanze, die ich erst Mitte September untersuchte, an der Basis oberhalb der Zwiebel schon etwas stark verrottet, und wäre es denkbar, daß der Wurzelkranz ebenfalls schon spurlos zugrunde gegangen wäre.

An diese, schon im Frühlinge niedergeschriebenen Ausführungen will ich gleich die Beobachtungen anknüpfen, die im laufenden Jahre an den drei im Vorjahre eingetopften und dann weiter kultivierten Exemplaren gemacht wurden, ebenso aber auch jene, die auf einer Ende Juni 1907 unternommenen Exkursion nach Südtirol, auf den Alpwiesen oberhalb Serrada und den Gehängen des Monte Maggio, in breiterem Umfang, über das dort massenhaft vorhandene Lilium croceum gesammelt wurden. Diese legen die Verhältnisse weitgehend klar und haben, wie ich glaube, auch die richtigen Merkmale, welche Lilium croceum und Lilium bulbiferum trennen, erkennen lassen.

Beobachtungen an den drei kultivierten Exemplaren vom Monte Baldo, ex 1906.

Alle Exemplare waren am 8. Mai 1907 ins Freiland gesetzt worden. Die beiden männlichen [1]) (d. h. jene, die im Vorjahre Blüten mit verkümmertem Gynäceum hatten) zeigten bei einer am 19. Juni vorgenommenen Revision ein wesentlich verschiedenes Verhalten. Die kräftigere besaß ganz rudimentäre Achselknospen, die schwächere hingegen typische Bulbillen. Diese fanden sich in Einzahl in der Achsel etwas verkürzter Laubblätter, gegen den Gipfel des Sprosses zu. Daraus geht hervor, daß Bulbillen auch Lilium croceum nicht immer fehlen (worüber das folgende noch breitere Belege bringt), und daß also das Fehlen der Bulbillen nicht als ein Kennzeichen für L. croceum gegenüber L. bulbiferum angenommen werden darf, wie dies Gremli in seiner Exkursionsflora tat. (Vergl. die Fußnote, pag. 363).

Warum die beiden männlichen Exemplare die erwähnte Verschiedenheit aufwiesen, ist unerklärt. Keines derselben gelangte 1907 zur Blüte.

Die Zwiebel einer Pflanze, die geblüht hat, scheint in der Regel nur eine der Achselknospen der Zwiebelschuppen zum neuen Laubtrieb

1) Vgl. pag. 365.

auszugestalten. Dieser dürfte kaum je zur Blüte kommen, sondern stellt nur einen Erstarkungstrieb vor. Eine Achselknospe der nun erstarkten Tochterzwiebel bildet im nächsten Jahre offenbar den Laubtrieb. Ob dieser auch schon zur Blütenbildung gelangt, muß erst der Versuch zeigen. Hier wird über das Früher oder Später weitgehend die Gunst der Ernährungsverhältnisse eine Rolle spielen.

Daß alle Zwiebelschuppen aber Achselknospen besitzen und unter Umständen Ersatzpflanzen zu liefern vermögen, ergab die weibliche der vorjährigen Pflanzen. Der laubige Ersatztrieb dieser erwies sich beim, am 8. Mai vorgenommenen Austopfen, als am schwächsten entwickelt und besaß die kleinsten Blätter. Es zeigte sich, daß das Wurzelwerk der Pflanze fast vollends zerstört war; sie ging später auch ein. Das hatte aber das Auswachsen von sieben Achselknospen der Mutterzwiebel zur Folge, von denen die stärkeren ein kleines Laubblatt über den Boden vorgeschoben hatten, ganz ähnlich dem, das die inzwischen aufgegangenen Keimlinge besaßen, die aus dem Samen der vorjährigen, weiblichen Mutterpflanze inzwischen aufgegangen waren.

Beobachtungen an natürlichen Standorten des Lilium croceum oberhalb Serrada und am Monte Maggio.

Die Androdiöcie des L. croceum fand auch hier ihre Bestätigung und weiter wurde an diesem Standorte festgestellt, daß Ausbildung von Bulbillen fast regelmäßig erfolgt. Endlich wurden neben männlichen Pflanzen und zwittrigen, auch polygame gefunden. Diese zunächst im allgemeinen ausgesprochenen Tatsachen, sollen nun durch eine kurze Besprechung von genauer untersuchten Pflanzen belegt werden, wodurch auch ein Substrat zu weiteren, späteren Erörterungen gewonnen wird. Bemerkt sei noch, daß die männlichen Pflanzen an Zahl stark die weiblichen und polygamen überwiegen, stärker als dies aus der folgenden Liste hervorgeht.

Liste der genauer untersuchten Pflanzen.

Nr. 1. Sterile Pflanze, 20 cm hoch; in den Achseln der oberen Blätter Bulbillen, einzeln, hanfkorngroß, grün.

Nr. 2. Männliche Pflanze (nur deren oberen Teil mitgenommen); sie trägt oben Bulbillen, die größer als bei Nr. 1 sind, einzeln in der Blattachsel stehen und grün sind. Längsdurchmesser der Brutzwiebel etwa 6 mm, Breitendurchmesser 4,5 mm. Rudiment eines Fruchtknotens vorhanden, 2 mm lang, das aufsitzende Griffelrudiment 3 mm.

Nr. 3. Männliche Pflanze, relativ stark, ab Zwiebel 40 cm lang. Kräftige, grüne Bulbillen in der Achsel der oberen Blätter, eher breiter als bei voriger. Verkümmerter Fruchtknotenteil etwa 3 mm lang; Griffel mit Narbe vorhanden, das ganze Gynäceum nahezu 3 mm lang.

Nr. 4. Männliche Pflanze, 35 cm hoch. Die obersten Blätter stützen starke Bulbillen, die sich leicht ablösen. Das verkümmerte Gynäceum etwa wie bei Nr. 2.

Nr. 5. Männliche Pflanze, 31 cm hoch; Bulbillen in der Achsel der oberen Blätter, einzelstehend, etwa 12. Ein vertrocknetes, verkümmertes Gynäceum nachweisbar.

Nr. 6. Männliche Pflanze, 38 cm hoch; die obersten sieben Blätter stützen Bulbillen. Verkümmertes Gynäceum annähernd wie bei Nr. 2.

Nr. 7. Männliche Pflanze, 24 cm hoch; Bulbillen kleiner, 7 Stück. Verkümmertes Gynäceum wie bei Nr. 2.

Nr. 8. Männliche Pflanze (nur den oberen Teil mitgenommen); schwache Bulbillen, hirse- bis klein hanfkorngroß, bleich weiß, neun Stück. Rest des Gynäceums sehr gering.

Nr. 9. Männliche Pflanze, 30 cm hoch, Bulbillen 9; davon eine gestielt. Manche erreichen die Größe eines kleinen Kirschkerns. Rest des Gynäceums annähernd wie bei Nr. 3.

Nr. 10. Männliche Pflanze, 38 cm hoch, Bulbillen 12—15; die oberen ziemlich stark, kirschkerngroß. Rest des Gynäceums wie bei Nr. 2.

Nr. 11. Zwitterige Pflanze, 66 cm hoch, einblütig. Bulbillen gut hanfkorngroß, ca. 17, braunrot gefärbt. Auch die Färbung des Perianths erscheint bei diesem Exemplar dunkler.

Nr. 12. Zwitterige Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen), einblütig. Bulbillen gut hanfkorngroß, 14.

Nr. 13. Männliche Pflanze, 30 cm hoch; Bulbillen von mittlerer Stärke, grün, etwa 10. Fruchtknoten angedeutet, Griffelrest 4 mm lang.

Nr. 14. Männliche Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen); Bulbillen 6, von mittlerer Stärke. Fruchtknoten angedeutet, Griffelrest 3 mm lang.

Nr. 15. Männliche Pflanze, 30 cm hoch; 10 Bulbillen, kräftig, kleinen Erbsen ähnlich. Rest des Gynäceums besteht aus einem verkümmerten Fruchtknoten von 2—3 mm Länge, und eben solchem Griffel von 5 mm.

Nr. 16. Männliche Pflanze, 34 cm hoch, zweiblütig. Von einer Blüte nur das verkümmerte, eingetrocknet 5 mm lange Gynäceum noch vorhanden. Die zweite, frische Blüte hat einen gleichen Rest des Gynäceums. Bulbillen etwa 10, einzelne verkümmert, kleinen Hirsekörnern ähnlich, andere kräftig. Diese sind grün, oben braunrot getupft. Ein Blatt stützte 2 lateral nebeneinanderstehende Brutzwiebeln.

Nr. 17. Männliche Pflanze, 28 cm hoch. Rest des Gynäceums 3—4 mm lang. Bulbillen 13, grün, hanfkorngroß.

Nr. 18. Männliche Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen). Gynäceumrest wie bei 17. Bulbillen 3, nur hanfkorngroß.

Nr. 19. Männliche Pflanze, 27 cm hoch. Rest des Gynäceums 5 mm lang. Bulbillen 10, gut hanfkorngroß.

Nr. 20. Männliche Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen). Gynäceum wie bei Nr. 17. Bulbillen 9, die stärkeren gut hanfkorngroß, grün.

Nr. 21. Männliche Pflanze, 27 cm hoch. Gynäceumrest 4 mm lang. Blüte auffallend klein, Petalenlänge 45 mm, bei Nr. 13 vergleichsweise 50 mm. Bulbillen 6, grün, hanfkorngroß.

Nr. 22. Männliche Pflanze, 32 cm hoch. Rest des Gynäceums 7 mm lang. Bulbillen 6, beschaffen wie bei Nr. 21.

Nr. 23. Männliche Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen). Gynäceum 17 mm lang, davon entfallen 7 mm auf den schmalen, geschrumpft aussehenden Fruchtknotenabschnitt.

Nr. 24. Männliche Pflanze, 60 cm hoch. Rest des Gynäceums 7 mm lang. Bulbillen grün, hanfkorngroß bis erbsengroß (die höher stehenden).

Nr. 25. Polygame Pflanze, 50 cm hoch, zweiblütig. Die erste bereits im Verblühen begriffene Blüte zwitterig, die zweite männlich, mit 17 mm langem Gynäceumrest, dessen Fruchtknotenanteil ganz verschrumpft war (Gynäceum der Zwitterblüte 57 mm lang). Bulbillen kräftig, kleinen Erbsen an Größe gleich, grün.

Nr. 26. Polygame Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen), dreiblütig. 1. Offen, eine Zwitterblüte. Petalenlänge 60 mm, der Narbenkopf steht oberhalb der Antheren. 2. Eine größere, noch geschlossene Knospe erweist sich als männlich. Rest des Gynäceums 24 mm lang, wovon auf den ganz schmalen Fruchtknotenteil 9 mm entfallen. 3. Eine kleinere Knospe: männlich, Gynäceum stärker verkümmert als bei vorangehender. Bulbillen 10, braun gefärbt, von der Größe geringer Hanfkörner.

Nr. 27. Polygame Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen), dreiblütig. 1. Blüte zwitterig, schon verblüt. 2. Blüte zwitterig, frisch entfaltet. Petalen 68 mm lang. 3. Blüte (Knospe, männlich, Rest des Gynäceums 27 mm hoch. Bulbillen 12—15, gut hanfkorngroß, braun.

Nr. 28. Männliche Pflanze (nur oberer Teil mitgenommen) sehr kräftig, zweiblütig. Beide Blüten mit einem Gynäceumrest von 11 mm Länge. 11 Bulbillen, davon 3 lateral in einer Blattachsel; sie haben die Größe geringer Erbsen, bei Vorwalten der Längsachse und sind blaßgrün gefärbt.

Nr. 29. Zwitterige Pflanze, einblütig (nur oberer Teil mitgenommen). Petalenlänge 67 mm. Bulbillen 11, braun, gut hanfkorngroß.

Nr. 30. Polygame Pflanze, dreiblütig (nur oberer Teil mitgenommen); hatte eine offene Zwitterblüte, zwei männliche Blüten (Knospen) mit einem Rest des Gynäceums von 12 und 7 mm Länge. Bulbillen 16, kleinhanfkorngroß, braun.

Nr. 31. Zwitterige Pflanze, einblütig (nur oberer Teil mitgenommen). Petalenlänge 60 mm. Bulbillen 12, gut hanfkorngroß, braun.

Nr. 32. Polygame Pflanze, zweiblütig (nur oberer Teil mitgenommen). Offene Blüte zwitterig, Petalen 67 mm lang, Knospe männlich, mit Rest des Gynäceums, Bulbillen 12, braun.

Nr. 33. Polygame Pflanze, zweiblütig. Blütenverhältnisse wie bei Nr. 32. Bulbillen 9, kleinhanfkorngroß, braun.

Nr. 34. Polygame Pflanze, vierblütig. Besonders starke Pflanze; der allein mitgenommene obere Teil 44 cm lang. Zwei Zwitterblüten und zwei männliche mit Rest des Gynäceums, bei einer nur ein verkümmerter Griffel unterscheidbar. Abgesehen von schon abgefallenen Bulbillen, noch 27 vorhanden. Tiefer unten einzelstehend, dann lateral gepaart, zu oberst einmal drei, einmal gar vier nebeneinander, grün, die Größe kleiner Erbsen erreichend, mit 6 mm betragender Längsachse.

Nr. 35. Zwitterige Pflanze, dreiblütig. Vorhandener Sproßteil 53 cm lang. Bulbillen, ungerechnet die abgefallenen, 10. Sie kommen an Größe kleinen Kirschkernen nahe und sind braun.

Nr. 36. Polygame Pflanze, 68 cm hoch, zweiblütig. Die jüngere (männliche) Blüte hat einen verschrumpften, kleinen Rest des Gynäceums. Bulbillen 24, grün, in der oberen Hälfte braun punktiert; nur einige über hanfkorngroß.

Nr. 37. Polygame Pflanze, vierblütig, 64 cm hoch. Zwei Zwitterblüten, zwei männliche mit schwachem Rest des Gynäceums.

Bulbillen 24, zweimal finden sich gepaart stehende; sie sind grün, in der oberen Hälfte weisen sie braune Punktierung auf.

Überblickt man die vorangestellten Aufzeichnungen über das Lilium croceum aus der Gegend von Serrada und vom Monte Maggio, so ist vor allem hervorzuheben, daß Bulbillenbildung allgemein vorkam, sowohl an nicht blühenden Erstarkungstrieben (Nr. 1), als an allen blühenden Exemplaren. Es geht daraus hervor, daß der Mangel an Bulbillen kein das L. croceum kennzeichnendes Merkmal ist. Andererseits ist wohl anzunehmen, daß sich L. croceum standortsweise in bezug auf Bulbillenbildung verschieden verhält. Jedenfalls hat Gremli die Beobachtung bulbillenfreier Exemplare, und offenbar an verschiedenen Standorten, dazu geführt, im Mangel der Bulbillen ein Charakteristikum des L. croceum zu sehen. Dies steht im Einklange mit meinen Beobachtungen am Monte Baldo, wo wenigstens die blühenden (die Erstarkungstriebe wurden dort nicht untersucht) Exemplare keine Brutzwiebeln, sondern nur sehr kleine, einzelne Achselknospen aufwiesen. Das aber auch den Pflanzen dieses Standortes die Fähigkeit nicht mangelt, Bulbillen zu bilden, geht daraus hervor, daß die weiter kultivierten Zwiebeln zweier männlicher Exemplare Erstarkungstriebe bildeten, deren einer typische Bulbillen aufwies, während der andere hingegen keine gebildet hatte.

Die Bulbillen stehen bei L. croceum wohl ganz vorwiegend einzeln in den Blattachseln und die Bildung lateraler Beiknospen ist relativ seltener. Immerhin wurden sowohl gepaarte Knospen (Nr. 16, Nr. 37), als zweimal Dreiergruppen (Nr. 28, Nr. 34) einmal sogar eine Vierergruppe (Nr. 34) beobachtet. Im allgemeinen sprechen die Aufzeichnungen dafür, daß nur bei kräftigeren Exemplaren eine solche Beiknospenentwicklung vorkommt.

Die Färbung der Bulbillen wechselt; sie ist bald grün, bald mehr weißlich oder blaßgrün, dann wieder braun (infolge starken Anthokyangehaltes) und endlich gibt es grüne mit braunen Tupfen. Vergleicht man die Angaben über die Bulbillenfarbe bei den 36 früher beschriebenen Exemplaren, so ist man zunächst verlockt, eine Beziehung zwischen dem Geschlecht der Pflanze und der Bulbillenfarbe zu suchen. Bei den männlichen Pflanzen sind entschieden vorherrschend die grünen, weißlichen oder blaßgrünen Bulbillen. Ausnahmen geben nur Nr. 16 (zweiblütige Pflanze, Bulbillen grün mit braunen Tupfen) und Nr. 23 (Bulbillen braun). Alle reinen Zwitterpflanzen (Nr. 11, 29, 31, 33, nur für Nr. 12 fehlt die Angabe) hatten braune Bulbillen. Auch bei den Polygamen (Andromonöcischen) überwiegen braune Brutzwiebeln. Solche

weisen die Pflanzen Nr. 26, 27, 30, 32, 33, 36 auf; aber bei dreien, Nr. 25, 34, 37, waren die Bulbillen grün.

Eine volle Parallele zwischen Bulbillenfarbe und den Geschlechtsverhältnissen herrscht also nicht. Ob die Brutzwiebeln der Zwitter stets eine braune Färbung haben, müßte erst durch eine reichere Statistik erwiesen werden, darf indes als kaum wahrscheinlich bezeichnet werden. Auch wäre daran zu denken, daß reichere Anthokyanbildung ein Ausdruck für die Kraft der Pflanze sei. Hierfür würde z. B. sprechen, daß Nr. 16 (eine zweiblütige, männliche Pflanze) grüne, braungetupfte Bulbillen hatte. Aber die zweite männliche Pflanze (Nr. 23), mit braunen Bulbillen, war einblütig. Und unter den Andromonöcischen hatten gerade die stärksten, vierblütigen Pflanzen Nr. 34 und 37, neben einer zweiblütigen (Nr. 25) grüne Bulbillen. Also auch in dieser Hinsicht ergibt sich keine Übereinstimmung.

Als ein sicheres Kennzeichen des Lilium croceum geht aber aus den Beobachtungen wohl die Androdiöcie und Andromonöcie hervor. Dabei ist zu bemerken, daß die männlichen Pflanzen an Zahl sehr stark überwiegen, weitmehr als es aus der Liste der von uns besprochenen Pflanzen erhellt, denn die Zwitter und die polygam andromonöcischen wurden mit Wahl in größerer Zahl gesammelt. Die männlichen Pflanzen sind allgemein mit einem Rest des Gynäceums versehen und ebenso verhält es sich auch bei den männlichen Blüten der andromonöcischen. Aus der eingehenden Beschreibung der 36 Pflanzen im Vorangehenden erhellt schon, daß in der Reduktion des Gynäceums sehr verschiedene Grade herrschen. Am häufigsten ist eine sehr starke Reduktion, wobei der Gynäceumrest von 3—5 mm Länge schwankt; seltener verschwindet der Fruchtknotenanteil ganz und ist nur ein Narbenrest erkennbar. In anderen Fällen ist das funktionsfähige weibliche Organ 7, 11, 15, 17 mm groß. Endlich gibt es Fälle, wo der Griffel mit der Narbe so stark entwickelt ist, daß man die Blüten bei oberflächlicher Betrachtung für zwitterig ansehen würde, wo aber genaue Beobachtung zeigt, daß dazu ein auffallend schlanker, oft verschrumpfter Fruchtknoten gehört.

Im allgemeinen sind die männlichen Pflanzen kleiner und schmächtiger. Im Minimum wurde ihre Höhe mit 24 cm befunden, im Durchschnitt erreichen sie eine solche von 33—34 cm, das gefundene Maximum 60 ist jedenfalls ein seltener Ausnahmefall. Auch sind die männlichen Pflanzen überwiegend nur einblütig. Unter den 22 besprochenen männlichen Pflanzen unserer Liste waren nur zwei zweiblütige Exemplare. Ohne Auswahl bei der Aufnahme würde der Prozentsatz der zweiblü-

tigen männlichen Pflanzen noch geringer ausfallen. Endlich sind die Blüten der männlichen Pflanzen merklich kleiner als die Zwitterblüten. Die Längsachse der Perianthblätter hat bei ihnen eine Länge von 45—50 mm, während sie bei denjenigen der Zwitterblüten 60—68 mm erreicht.

Die zwitterigen und polygam-andromonöcischen Pflanzen erreichen im allgemeinen eine bedeutendere Stärke, was nicht nur in der Höhe, sondern auch im größeren Stengelquerschnitt und den größeren Blüten hervortritt. Unter 50 cm wird die Stengelhöhe bei diesen selten betragen (Nr. 25, zweiblütige, polygame Pflanze), in der Regel wird sie 60 cm überschreiten (Nr. 11, einblütige Zwitterpflanze, 66 cm; Nr. 36, zweitblütige polygame, 68 cm; Nr. 37, vierblütige polygame, 64 cm)[1]).

Die zwitterigen Pflanzen sind ebenfalls häufig einblütig (Nr. 11, 12, 29, 30); zweiblütige kommen jedenfalls öfters vor (auf dem Monte Baldo habe ich solche sicher gesehen); in unserer Liste ist das Fehlen derselben wohl nur ein Zufall. Selten dürften Zwitterpflanzen mit drei Blüten sein, ein Fall, wie ihn Nr. 35 aufweist.

Unter den polygam-andromonöcischen fand ich zweiblütige (Nr. 25, 32, 33), dreiblütige (Nr. 26, 27, 30, wobei in einem Falle die zwitterigen Blüten, in zweien die männlichen in Zweizahl vertreten waren) und endlich vierblütige (Nr. 34 und 37, wobei Zwitter und männliche Blüten in gleicher Anzahl vorhanden waren). Mehr als vierblütige Exemplare werden bei Lilium croceum selten sein; auch wird man schon bei dreiblütigen mit viel Sicherheit auf polygam-andromonöcische Pflanzen schließen dürfen. Bei den polygam-andromonöcischen Pflanzen ist es ferner Regel, daß die männlichen Blüten die jüngeren sind. Wenn die zwitterigen Blüten offen waren, waren die männlichen noch im vorgeschrittenen Knospenzustande. Das sichert die Zwitterblüten der betreffenden Pflanze schon vor der Bestäubung durch die männlichen des gleichen Stockes. Auch ist an den polygam-andromonöcischen Pflanzen mit mehreren männlichen Blüten festzustellen, daß in der jüngeren Blüte der Gynäceumrest rückgebildeter auftritt als in den älteren (Nr. 26, 30).

Das eben Hervorgehobene zusammengehalten mit der Tatsache, daß die männlichen Pflanzen im ganzen kleiner und schwächlicher aussehen, sowie auch die Blüten derselben geringere Größe erreichen, dürfte ein starker Hinweis darauf sein, daß die Ernährungsverhältnisse und der Grad der Erstarkung, welchen die Pflanze gewonnen, wesent-

1) Wegen der Höhe und der Größe dieser Pflanzen wurde zumeist nur der obere Teil derselben mitgenommen und sind die genauen Maße auf die oben angeführten vier Exemplare beschränkt.

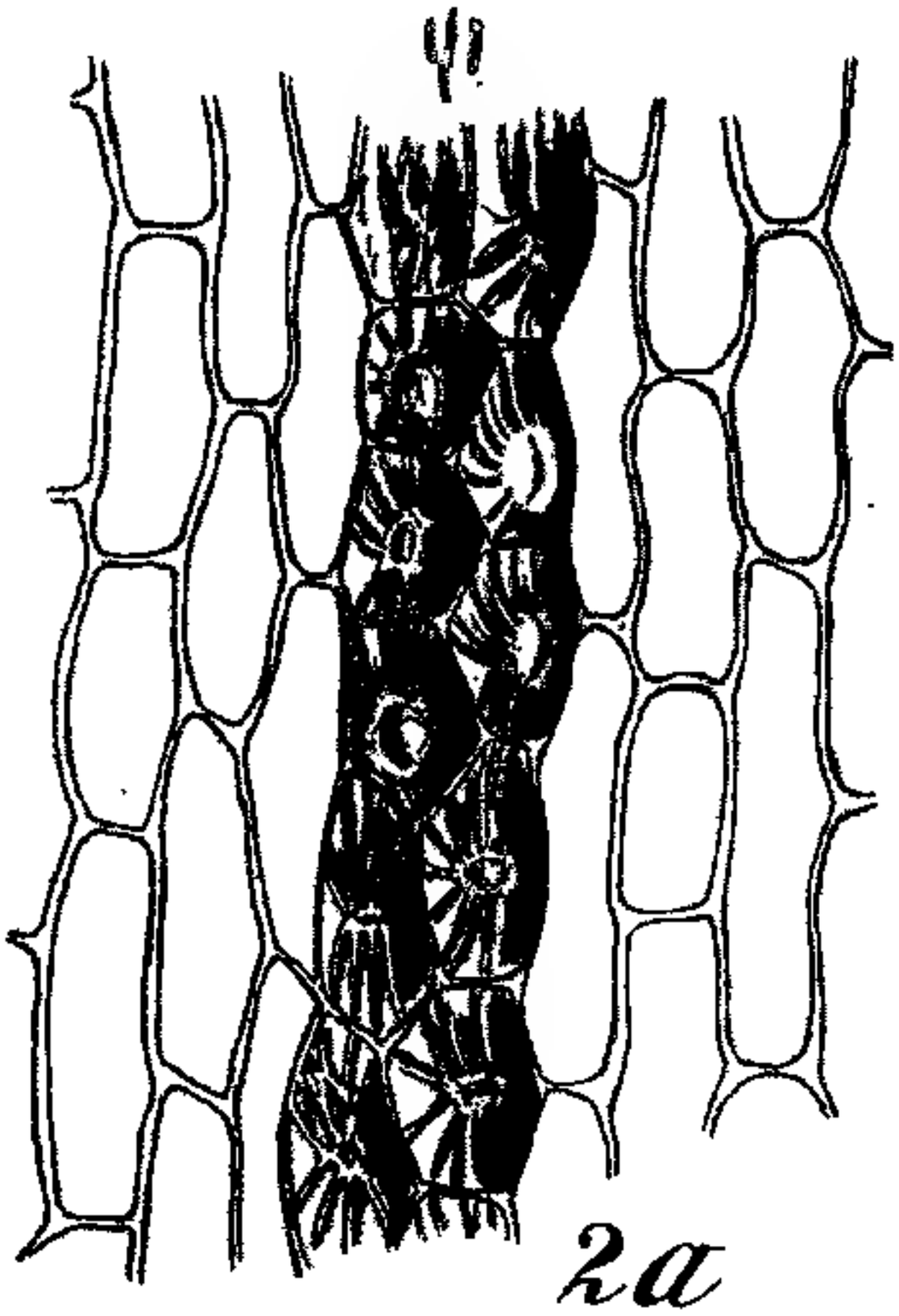
lichen Einfluß darauf nimmt, ob dieselbe eine männliche oder eine zwitterige, eventuell andromonöcische wird. Im allgemeinen macht es den Eindruck, als ob die schwächlichen, schlechter ernährten Exemplare männlich, besser ernährte zwitterig oder polygam-andromonöcisch, die kräftigsten, mehr als zweiblütigen, in der Regel andromonöcisch würden

In der Androdiöcie verbunden mit Andromonöcie haben wir ein offenbar sicheres Kennzeichen für das Lilium croceum gefunden. Ein anderes liegt in der Farbentönung der Blüte, die ja für die Artbezeichnung verwendet wurde. Dieses Merkmal ist insofern weniger brauchbar, als der Vergleich mit dem Lilium bulbiferum nicht immer möglich ist und schließlich die Schätzung des Farbentons, ob mehr oder weniger ins Orange getönt, uns nicht so zuverlässig erscheinen wird. Ich will auch hier versuchen die Unterschiede zwischen beiden Liliumarten schärfer zu fassen. Einmal dürften die Perianth-Blätter des Lilium bulbiferum durchschnittlich größer sein als jene des L. croceum. Da aber innerhalb der einen Art, wie für L. croceum gezeigt wurde, diese Dimensionen, wie ja auch zu erwarten, weitgehend schwanken, ist darauf kein Gewicht zu legen. Wohl aber ist die Farbenverteilung eine wie es scheint, konstant verschiedene, leider hat die photographische Platte, sich dafür nicht empfindlich genug erwiesen.

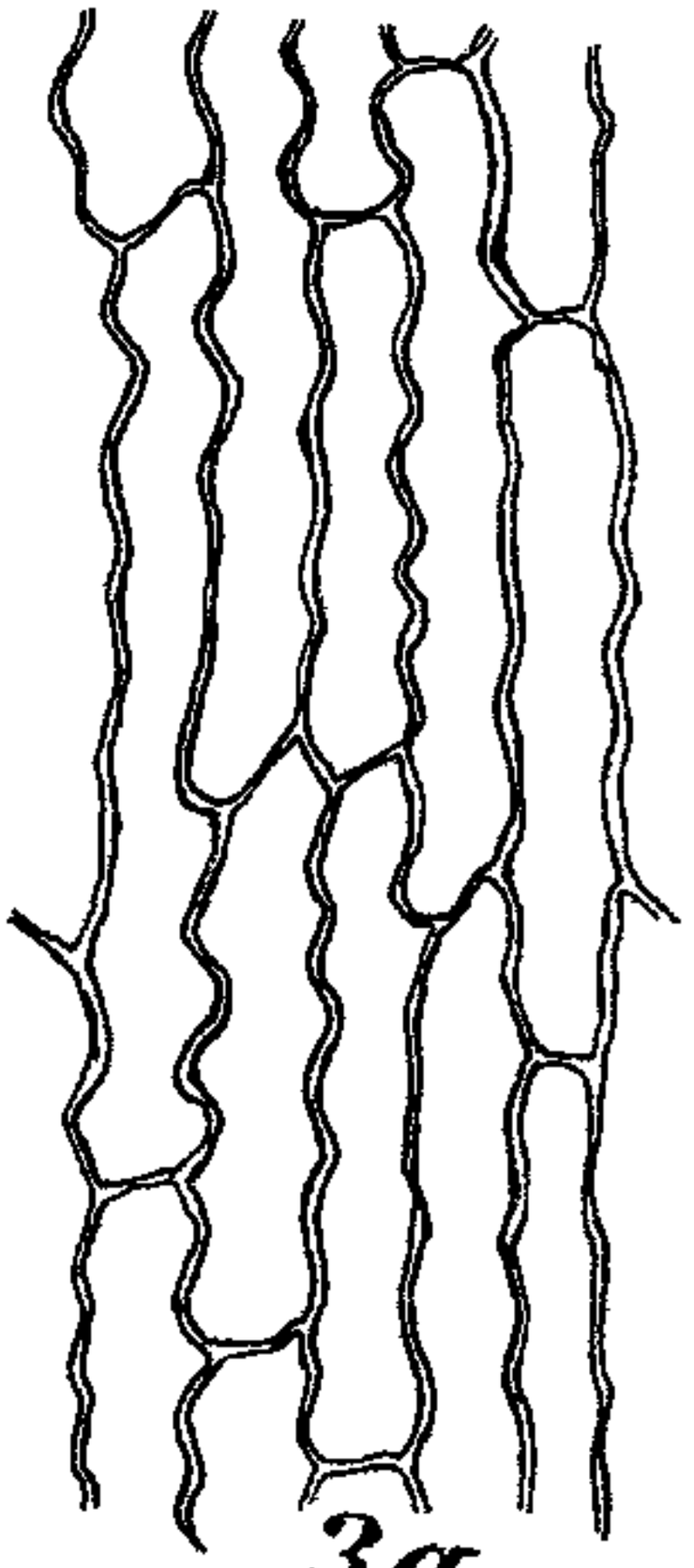
Das Perianth-Blatt von Lilium croceum hat den dunkelorangen Ton gewissermaßen als Grundton, nur eine mittlere Partie, im allgemeinen von rhombischem Umriß, zeigt hellgelborange Färbung. Bei L. bulbiferum ist letzterer Ton Hauptfarbe und nur gegen die Basis und die Spitze tritt dunkleres Orange auf. Neben dieser recht kennzeichnenden Verschiedenheit schien mir noch, daß die dunkel schwärzlichen Flecken auf den Petalen bei L. croceum zahlreicher und wenigstens — im Verhältnis zur Größe des Blattes, größer sind als bei L. bulbiferum. Außerdem gelang es mir noch einen Unterschied zwischen beiden Liliumarten aufzudecken, der eine Unterscheidung auch nicht blühender Erstarkungstriebe gestattet und sowohl makroskopisch erkennbar als auch durch mikroskopische Prüfung nachweisbar ist.

Dieses Merkmal betrifft die Laubblätter. Ich sehe davon ab, daß die Laubblätter bei L. bulbiferum, insbesondere die oberen, sich durch größere Breite von jenen des L. croceum unterscheiden dürften, denn solche Dimensionsunterschiede sind im ganzen doch sehr labile und wenig brauchbar. Charakteristisch ist hingegen für L. bulbiferum die viel glänzendere Blattoberseite; die des L. croceum weist nur einen matten Glanz auf und hat ein etwas sammetiges Aussehen. Die dem freien Auge wahrnehmbare Verschiedenheit findet ihre Erklärung in dem

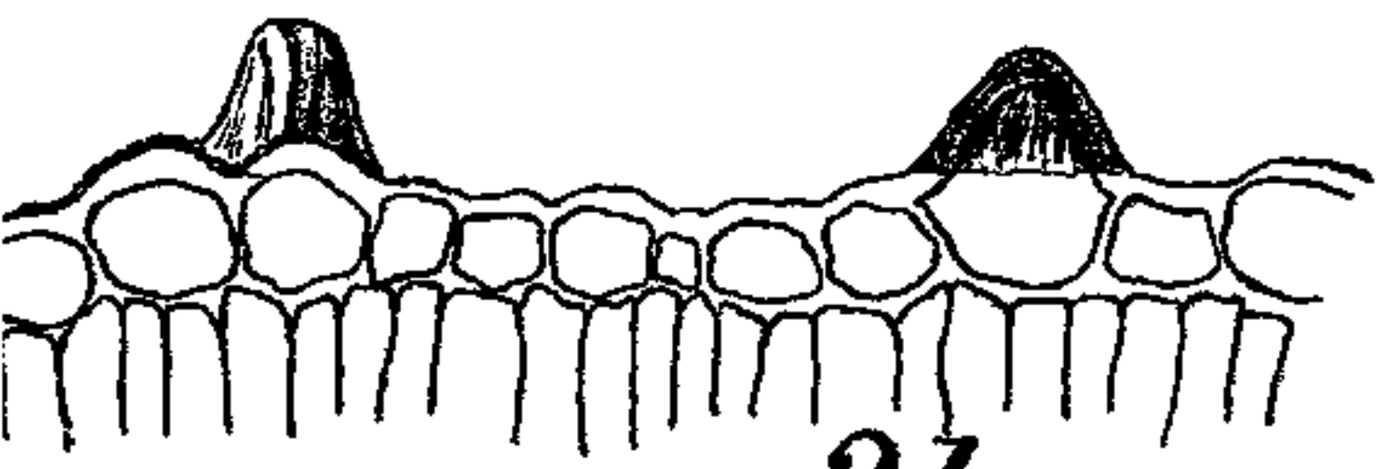
verschiedenen Bau der Oberhant bei beiden Arten, den ich an der Hand der folgenden Textfiguren erläutern will. Ich bemerke nur, daß von L. bulbiferum nicht nur die Exemplare untersucht wurden, die aus einem Bauerngarten stammten, sondern auch ein nicht blühender Erstarkungstrieb, der am natürlichen Standorte bei Völs gesammelt wurde.



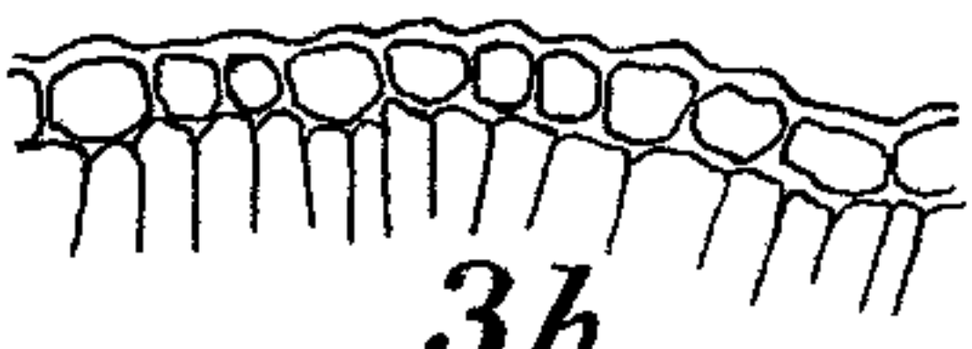
2a



3a



2b



3b

Fig. 2*a* u. *b* Lilium croceum. Fig. 3*a* u. *b* Lilium bulbiferum.
Vergr. 145 f.

Die Blätter von beiderlei Herkunft verhielten sich gleich. Fig. 2*a* und 2*b* gibt nun die Oberflächenansicht und den Querschnitt der Epidermis von Lilium croceum wieder, Fig. 3*a* und 3*b* hingegen die entsprechenden Ansichten von Lilium bulbiferum. Wie man sieht, sind so-

wohl die Oberflächenansichten als die Querschnittsbilder scharf kennzeichnend. Die oberseitige Blattepidermis von Lilium bulbiferum besteht aus ziemlich langgestreckten, undulierten, gleichartigen Zellen, die auch am Querschnitt wesentlich gleichartig erscheinen. In der Epidermis von L. croceum hingegen ist eine sehr hervortretende Zelldifferenzierung vorhanden. Wir finden die Grundmasse der Epidermiszellen zwar auch längsgestreckt, aber bedeutend weniger als bei L. bulbiferum, und ebenso ist die Wellung der Längswände kaum angedeutet. Zwischen diese Zellen sind nun als parallele Züge, meist zwei Zellen der Breite nach umfassend, selten drei oder nur eine, noch kürzere, dafür papillös emporgezogene Zellen eingeschaltet, deren Cuticula in derben Falten gegen die Papillenkuppe streicht. Diese Zellenzüge sind es, die offenbar das mehr oder minder Sammetartige, das die Oberseite des Blattes von L. croceum zeigt, bedingen.

Diese weitgehende Differenz im Bau der Epidermis der Blätter, wird im Zusammenhalt mit den Unterschieden in den Blüten, die Berechtigung, die beiden Arten: L. bulbiferum und L. croceum als gute Arten anzusprechen, wohl wesentlich stützen.

Zusammenfassung.

1. Der Mangel von Bulbillen ist für Lilium croceum nicht kennzeichnend; an manchen Standorten bildet dasselbe konstant Bulbillen aus, an anderen scheint die Bulbillenbildung seltener zu erfolgen und an wieder anderen dürfte sie vollends fehlen.

2. Die Art ist aber durch Androdiöcie und Andromonöcie von dem, wie es scheint, stets zwitterigen Lilium bulbiferum unterschieden.

3. Die männlichen Pflanzen von Lilium croceum sind immer schwächer als die zwitterigen oder andromonöcischen.

4. Die Blüten der männlichen Pflanzen und die männlichen Blüten der andromonöcischen enthalten stets einen Rest des Gynäceums. Seiner Stärke nach wechselt derselbe in weiten Grenzen.

5. Auch die Farbe der Blüten, die ja zur Benennung der Art benützt wurde, sowie die Zeichnung der Perianthblätter ist bei L. croceum gegenüber L. bulbiferum verschieden.

6. Da letzteres Merkmal an Herbarpflanzen vor allem unbrauchbar ist und zweifellos eine Verwechslung der beiden Arten L. croceum und L. bulbiferum häufig stattgefunden hat, ist es wichtig, auf einen

anderen Unterschied aufmerksam zu machen. Dieser ist gegeben in den stark glänzenden Blättern des L. bulbiferum und den mattglänzenden des L. croceum. Das genannte Merkmal, durch einen verschiedenen Bau der Epidermis der Blattoberseite bedingt, kann, wo etwa die makroskopische Untersuchung nicht zu klarer Entscheidung führen sollte, bei einer anatomischen Prüfung stets zur sicheren Entscheidung benützt werden. Die Oberhaut der Blätter von L. bulbiferum besteht aus gleichartigen Zellen, während jene von L. croceum eine bemerkenswerte Differenzierung aufweist; in die Grundmasse der Epidermiszellen erscheinen streifenweise parallele Züge von kurzen und derben, stark papillösen Zellen eingeschaltet.

7. Die Zahl der angeführten unterscheidenden Merkmale läßt Lilium croceum als wohlunterschiedene Art bezeichnen.

8. Mehrere Liliumarten (L. croceum, L. bulbiferum, L. Martagon) entwickeln am Sprosse oberhalb der Zwiebel einen Kranz von Adventivwurzeln. An kräftigen, blühenden Exemplaren stets vorhanden, besitzen diesen Wurzelkranz manchmal auch schon die nicht blühreifen Erstarkungstriebe.

Innsbruck, Botanisches Institut, im Oktober 1907.

Eine erbliche Farbenvarietät des Ligustrum vulgare L.

Von **E. Heinricher.**

Vor etwa 7—8 Jahren fand ich auf einer Exkursion an der Reichsstraße, die von Innsbruck nach Zirl führt, in der Nähe letzterer Ortschaft, einen alten Strauch von Ligustrum vulgare in Blüte, der satt kremfarbige Korollen hatte und dadurch recht augenfällig war. Es ist mir kaum zweifelhaft, daß diese Farbenvariation an der Rainweide häufiger zu beobachten sein wird; so fand im Sommer 1906 einer der Bediensteten des Botanischen Gartens einen Strauch von gleicher Beschaffenheit zwischen solchen des normalen Typus im Unterinntal, am Wege zwischen Kloster Fiecht und Georgenberg.

Unser Hauptnachschlagswerk, die so verdienstliche Pflanzenteratologie Penzigs, das zu belehren vermag, ob eine bestimmte Abweichung schon beobachtet ist, gedenkt dieser Farbenvarietät des Ligustrum vulgare nicht, deshalb und weil auch das Ergebnis eines, wenn auch nicht umfangreichen Versuches über die Beständigkeit, bzw. Vererbbarkeit dieser Variation vorliegt, sei über sie hier berichtet. Wir wollen dieses Ligustrum vulgare als „mutatio flore lutescente“ benennen.

Daß Stecklinge die Eigenschaften der Mutterpflanze bewahren würden, war von vornherein nahezu gewiß. Eine Kultur solcher ging zwar durch Engerlingfraß bis auf einen vor dem Blühen ein, letzterer aber blüte schon 1903 wie die Mutterpflanze.

Fraglich erschien die Vererbbarkeit durch Samen. Eine Aussaat solcher wurde am 26. Oktober 1902 gemacht, und am 10. Juni 1903 erfolgte die Auspflanzung der Keimlinge ins Freiland. Auch von diesen Sämlingen ging ein beträchtlicher Teil, durch Engerlinge geschädigt, ein. Doch erlangte eine der fünf geretteten Pflanzen schon 1905 die Blühreife und alle fünf blüten 1906, und zwar ausnahmslos mit dem charakteristischen Farbenton der Stammpflanze. Es scheint demnach diese Farbenvarietät vollständig samenbeständig zu sein. Dies mag dadurch begünstigt werden, daß bei den Blüten von Ligustrum vulgare sowohl durch Insektenbesuch als auch spontan Selbstbestäubung leicht möglich ist[1]), und im allgemeinen „Vicinismus“[2]) in dem Falle seltener eintreten und die Rückkehr zur gewöhnlichen Form veranlassen mag, als in vielen anderen Fällen von Variation.

Die beschriebene Farbenvarietät dürfte für die Hortikultur recht brauchbar sein.

Innsbruck, Botanisches Institut, 1907.

---

1) Vgl. Knuth, „Handbuch der Blütenbiologie“, Bd. II, II. Teil, pag. 57. Leipzig 1896.

2) Siehe die Erläuterung dieses Begriffes in Hugo de Vries' „Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation“, pag. 115 ff. Berlin 1906.

Belichtung und Blütenfarbe.

Von **Dr. Hugo Fischer**, Berlin.

Seit Jahren interessieren mich die Beziehungen zwischen dem Grade der Belichtung und der Ausbildung der Blüten. Daß hier ein Zusammenhang besteht, ist ohne weiteres klar. Doch war mir seit Sachs' wenig anerkannter Hypothese von den „blütenbildenden Stoffen“ keine Arbeit bekannt geworden, die geeignet gewesen wäre, auf das fehlende Glied in der Kette: Belichtung — Blütenbildung, bzw. Beschattung — Ausfall der Blütenbildung, hinzuweisen. Wenn ich dazu gelangte, die stärkere bzw. schwächere Kohlenstoffassimilation als dieses fehlende Glied anzusprechen [1]), so geschah das mehr durch Zusammenhalten bekannter Tatsachen, als nach größeren Reihen eigener dazu angestellter Versuche — zu letzteren fehlten mir die Mittel.

Dagegen war es mir möglich, über eine Nebenfrage, über die ursächliche Beziehung zwischen der Belichtung der heranwachsenden Knospe und der Ausbildung der Blütenfarbstoffe, einige Versuche anzustellen. Es sind unvollkommene und unfertige Beobachtungen, die ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe, und ich weiß, daß sie nicht geeignet sind, zur Lösung der bezüglichen Probleme beizutragen; höchstens indirekt durch den Hinweis, daß hier noch ungelöste Rätsel vorliegen. Auch deswegen will ich nicht länger damit zurückhalten, weil ich durch Ungunst der Verhältnisse für eine Zeit, deren Dauer ich nicht absehen kann, leider nicht in der Lage bin, in dieser Richtung irgend mit Aussicht auf Erfolg weiter arbeiten zu können.

Seit Sachs' bekannten Versuchen mit Tropaeolum, Cucurbita usw. gilt ziemlich allgemein die Meinung, daß die Ausbildung von Blütenfarbstoffen im Dunkeln ebensogut wie im Lichte stattfinde. Hier und da wird auf die ziemlich einzige, entgegengesetzte Anschauungen vertretende Arbeit von Askenasy [2]) hingewiesen. Dieser beobachtete eine deutliche Abschwächung, bis zu völligem Ausbleiben der Färbung, bei: Pulmonaria officinalis, Orchis ustulata, Silene pendula fl. rubro, Antirrhinum maius, Digitalis purpurea, Prunella grandiflora; eine sehr geringe Abschwächung auch bei Hyacinthus, während Tulipa und Crocus unverändert erschienen. Askenasy verdunkelte seine Versuchsexemplare gänzlich; dem Einwand, daß damit wesentliche Ernährungsstörungen

---

1) Flora 1905, Bd. XCIV, pag. 478.

2) Über den Einfluß des Lichtes auf die Farbe der Blüten. Botan. Zeitung 1876, Bd. XXXIV, pag. 1 ff.

verbunden sein konnten, hält er, vielleicht mit Recht, entgegen, daß „die unter Lichtabschluß gebildeten Blüten normale Größe und Gestalt zeigten". also schwerlich unter mangelhafter Ernährung zu leiden hatten. Zudem waren es perennierende, reichlich mit Reservestoffen versehene Pflanzen: ob aber der von Askenasy betonte basale Zusammenhang mit anderen, nicht verdunkelten Sprossen zu einer ausreichenden Ernährung der verdunkelten Sprosse herangezogen werden kann, scheint doch ein wenig fraglich. Immerhin war damit festgestellt, daß „manche Blüten des Lichtes bedürfen, um ihre normale Färbung zu erlangen, während andere desselben entbehren können".

Um bei meinen Versuchen eine Verdunklung des Pflanzenkörpers, mit ihrer unausbleiblichen Rückwirkung auf den Stoffwechsel, nach Möglichkeit zu vermeiden, wählte ich eine andere Methode: die Blüten bzw. Blütenstandsanlagen wurden in Beutelchen aus schwarzem Stoff eingeschlossen, der zwar der größeren Leichtigkeit wegen nicht völlig lichtdicht gewählt war, aber doch so wenig Licht hindurchließ, daß jede physiologische Funktion der Lichtstrahlen sehr stark herabgemindert werden mußte. Die Versuche wurden teils im Botanischen Garten zu Bonn, teils an den Fenstern meiner Wohnung ausgeführt.

Zunächst kam es darauf an, die Blütenknospen soweit rückwärts zu verfolgen, bis keine Spur von Farbstoff in den jugendlichen Petalen zu erkennen war. Dabei zeigte es sich, daß das erste Auftreten des Farbstoffes zeitlich sehr weit zurückliegt, bei den roten und blauen Blüten durchschnittlich etwa um zwei, bei den gelben ungefähr drei bis vier Wochen vor dem Aufblühen — ein Unterschied, der uns in ähnlicher Weise wieder begegnen wird. Knospen der entsprechenden oder etwas geringeren Größe wurden für den Versuch ausgewählt. Selbstredend eigneten sich auch für Experimente dieser Art nicht alle Pflanzen; der Aufbau vieler macht das Anbringen der Beutelchen zu einer mechanischen Unmöglichkeit. Der Lichtverschluß wurde so wenig als möglich geöffnet, meist erst dann, wenn nach Vergleich mit gleichaltrigen unverdunkelten Blüten anzunehmen war, der rechte Zeitpunkt sei gekommen.

Die Ergebnisse waren folgende:

I. Rote und blaue Blüten.

Cydonia japonica; die Blüten waren größtenteils reinweis, nur jedes Petalum in der Mitte mit zart rosenrotem Anflug. Von der schwarzen Hülle befreit, hielten sich die Blüten in der kühlen Frühjahrswitterung noch lange frisch, dunkelten allmählich nach und waren nach etwa zwei

Wochen von den normalgefärbten nicht mehr zu unterscheiden. Auch an ein sonniges Fenster gestellte Zweige des Strauches brachten stark abgeblaßte Blüten hervor.

Iberis umbellata, fast vollständig weiß.

Campanula rapunculoïdes, Phacelia campanularia, Agapanthus umbellatus, sehr stark abgeblaßt, etwa als „zart himmelblau“ zu bezeichnen.

Digitalis purpurea, wie vorige (abgeschnitten ins schattige Zimmer gestellte Pflanzen bringen noch wochenlang immer blasser bis reinweiß werdende Blüten hervor).

Aconitum Napellus, Centaurea montana, Veratrum nigrum, Färbung stark vermindert, doch weniger als bei den vorgenannten.

Hemerocallis fulva, das rote der Blüte sehr abgeschwächt, der darunter vorhandene gelbe Farbenton nicht.

Fuchsia hybrida, verbreitetste Form mit roten Sepalen und tiefvioletten Petalen; erstere stark, letztere kaum merklich abgeblaßt.

Cobaea scandens; die Blüten gehen bekanntlich blaß grünlich auf und färben sich in etwa zwei Tagen (unter günstigen Bedingungen wohl auch rascher) tief veilchenblau; verdunkelte Blüten waren noch am dritten Tage merklich heller gefärbt als die normalen.

Althaea rosea (dunkelrot), Dahlia variabilis (gefüllte rosafarbene Sorte), wenig, aber doch deutlich schwächer gefärbt.

Lychnis flos Jovis, Phyteuma nigrum, Mulgedium macrophyllum nur sehr wenig abgeblaßt; Phyteuma etwas rötlicher als normal, Lychnis dagegen mit einem Stich ins Violet.

Im Gegensatz zu den genannten Arten zeigten die nachfolgenden gar keine Veränderung der Blütenfarbe als Wirkung des Lichtabschlusses: Tradescantia virginica, Agrostemma Githago, Lychnis chalcedonica, Papaver Rhoeas, P. somniferum (dunkelrote Sorte), Potentilla atrosanguinea, Geranium pratense, Pelargonium zonale (leuchtend rot), Tropaeolum maius (gelbe Petalen mit dunkelroten Flecken; beide Farben unverändert), Malope trifida, Phyllocactus phyllanthoïdes, Salpiglossis variabilis hybr., Dahlia variabilis (ungefüllte tiefrote Sorte).

II. Gelbe Blüten.

Calendula officinalis, Strahlblüten stark abgeblaßt, schwach gelb mit einem Stich ins Orange, Außenseite etwas kräftiger gefärbt; Scheibenblüten weniger verändert.

Geum coccineum sehr deutlich, Emilia sonchifolia etwas weniger abgeschwächt.

Ranunculus acer, Chelidonium maius, Gazania splendens, Doronicum caucasicum, D. macrophyllum nur sehr wenig, kaum merklich heller als normal.

Glaucium luteum, Oenothera biennis, Helianthus cucumerifolius, gegen normal kein Unterschied wahrzunehmen; desgl. Hemerocallis und Tropaeolum, vgl. o.

Über diese Resultate läßt sich nun kaum etwas allgemeingültiges sagen. Sicher ist nur, daß gelbblühende Pflanzen weit seltener und eine viel geringere Abschwächung nach Verdunkelung aufweisen, als rot- oder blaublühende, wie auch erstere (vgl. o.) ihren Farbstoff in weit früherem Knospenstadium zu entwickeln beginnen als letztere. Der Grad des Abblassens war bei den gelben wesentlich geringer als bei den blauen und roten, denn wollte man die beobachteten Fälle nach der Intensität der Farbenänderung zusammenordnen, so würde die stärkst abgeschwächte gelbe, Calendula, erst an siebenter Stelle stehen. Ferner beachte man, daß nur orangefarbige, nicht aber rein gelbe Blüten eine deutlichere Veränderung zeigten; die rein gelben waren, wenn überhaupt, nur äußerst wenig beeinflußt. Weiter möchte ich noch betonen, daß unter denjenigen roten Blüten, die keine Wirkung der Dunkelheit erkennen ließen, sich gerade eine größere Zahl besonders insensiv gefärbter befand: Lychnis, Papaver, Potentilla, Pelargonium, Phyllocactus, Dahlia (von letzteren zeigte eine hellfarbige Form deutliche Abschwächung), als ob diesen eine besonders starke, nicht so leicht zu besiegende „Tendenz“ zur Farbstofferzeugung innewohnte.

Ist aber erneut nachgewiesen, daß zumal unter den Anthocyan führenden Blüten in absoluter Regellosigkeit vollkommene Gegensätzlichkeit herrscht bezüglich der Abhängigkeit der Blütenfarbe von der Belichtung, so ist darum die Frage um so schwieriger, wie denn eigentlich eine solche Beeinflussung, wo sie vorliegt, kausal zu erklären ist. Zwar sucht Klebs[1]) unter Zusammenstellung einer Reihe interessanter Fälle, in denen durch Beschattung der ganzen Pflanze oder durch Entblättern derselben die Assimilation stark herabgesetzt war, in dieser allein die Ursache nachzuweisen, auf welche der Zusammenhang zwischen Licht und Blütenfarbe zurückzuführen sei. Es spricht ja auch manches gewiß für seine Meinung. So konnte ich z. B. feststellen, daß Exemplare von Iberis umbellata und Erodium cicutarium, nach begonnener Blütenbildung in einen kohlensäurefreien Raum gebracht, jedoch hell be-

---

1) Über Variationen der Blüten. Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XLII, 1905, pag. 157.

leuchtet, zunächst blassere, dann kleinere Petalen hervorbrachten; umgekehrt nahm ein Exemplar der Iberis, unter Glasglocke in hellem Licht bei größerer Kohlensäurezufuhr an Lebhaftigkeit der Färbung zu. Es scheint somit, als könne man das Abblassen der Blütenfarbe als das erste Symptom auffassen, mit welchem die Pflanze (sc. im Blütenstadium) auf verminderte Kohlenstoffassimilation reagiert bzw. reagieren kann; womit die eingangs zitierte Argumentation Askenasys hinfällig sein würde. Andererseits habe ich schon früher einmal beobachtet, daß ein Exemplar von Mimulus luteus, ganz in einen dunklen Raum gestellt und nur mit der Spitze des Blütenstandes ins Licht hinauf wachsend, zwar fast um die Hälfte kleinere, aber ganz normal gefärbte Blüten entwickelte. Hier könnte nun freilich das sehr verschiedenartige Verhalten der gelben gegenüber den rot-blauen Farbstoffen mit hereinspielen. Der Meinung von Klebs scheinen aber meine oben beschriebenen Versuchsergebnisse recht sehr zu widersprechen. Die ganze Anordnung der Versuche war von vornherein darauf berechnet, dem Einwand auszuweichen, daß Störungen der Assimilation wesentlich mitgewirkt hätten; stand doch längst bei mir die Überzeugung fest, daß ein sehr wesentlicher Zusammenhang zwischen der Assimilation der Kohlenhydrate und der Blütenbildung bestehe. Tatsächlich kann auch die geringe Beschattung durch die nicht größer als nötig gewählten schwarzen Beutelchen an den im übrigen freistehenden Pflanzen (keine wurde mit mehr als einem derselben belastet) eine wesentliche Beeinträchtigung der Lufternährung nicht bewirkt haben. Es bliebe noch der Einwand, daß die unvermeidliche Verdunkelung der der Blütenknospe nächststehenden Hochblätter (Deck-, Involukral-, Kelchblätter) sich durch Ausschaltung der gerade durch diese sonst bewirkten Assimilationstätigkeit fühlbar gemacht habe; dieser Einwand wäre freilich wohl nie exakt zu widerlegen, aber sehr wahrscheinlich ist es doch nicht, daß die Assimilation gerade dieser Hochblätter gegenüber der sonstigen Belaubung so überaus wichtig sein sollte.

Weiter könnte man einwenden, die verdunkelten Hochblätter kämen ja nicht nur als Assimilationsorgane in Fortfall, sondern wirkten nun, da sie für sich selbst nicht mehr assimilieren könnten, als Zehrer, wie alle nicht grünen Blütenteile; dadurch beeinträchtigten sie dann die auf reichliche Nahrungszufuhr angewiesene Blütenentwicklung. Dem kann so sein, aber auffallend bleibt es dann immer, daß in keinem Fall der Verdunkelung bisher irgend ein anderes Anzeichen als höchstens Abblassen der Blütenfarbe beobachtet worden ist, während sonst solche Pflanzen, die nicht über größere Vorratsmengen verfügen, auf Be-

schränkung der Assimilation sehr bald durch Verkleinerung der Korolle antworten.

Zunächst scheint also die Frage so zu stehen, daß eine Beeinflussung der werdenden Blütenfarbe durch Licht bzw. Dunkelheit bei einer Minderzahl von Pflanzen stattfindet, und zwar in sehr verschiedenem Grade. Ein Teil der vorliegenden Beobachtungen läßt sich durch die verminderte Zufuhr von Assimilate erklären; für einen anderen Teil der Fälle ist die Ursache noch unbekannt.

Nachträglicher Zusatz: Bei Gelegenheit der hier beschriebenen Versuche war es mir aufgefallen, daß von zwei entsprechend behandelten Blütenständen des Chelidonium maius der eine in sehr frühem Stadium verkümmert war. Obwohl ich den Fall nicht für besonders merkwürdig hielt, habe ich doch die Frage nachgeprüft und an einem eingetopften Stock vier verschiedene Blütenstände, mit möglichster Vorsicht, in schwarze Beutelchen eingeschlossen. Nur einer entwickelte sich normal, übrigens ohne merkliche Abschwächung der Blütenfarbe, die drei anderen verkümmerten, als die größten der vorhandenen Blütenknospen eine Länge von etwa 2 mm erreicht hatten; sie waren blaß von Farbe und welk. Hier könnte nun doch ein Symptom gestörter Ernährung vorliegen, was jedoch bei dem Blätterreichtum und dem hellen Standort der Versuchspflanze nicht sehr wahrscheinlich ist. Die Entwicklung der letzteren war, als jenes Ergebnis vorlag, zu weit fortgeschritten (ebenso an den etwa im Freien erreichbaren Exemplaren), um noch in diesem Jahre die Frage durch fernere Versuche nachprüfen zu können; das soll später an reicherem Material geschehen.

Die Pelorien von Linaria vulgaris.

Von **Dr. Hugo Fischer,** Berlin.

Die interessante Abnormität ist in neuerer Zeit besonders ausführlich von de Vries behandelt worden, in seiner „Mutationstheorie“ und später in „Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation“. Seine Ausführungen, die ich wohl als den Fachgenossen bekannt annehmen darf, glaube ich in zwei wesentlichen Punkten ergänzen zu können.

Nachdem es mir jahrelang ein unerfüllter Wunsch geblieben war, das eigenartige Naturspiel einmal selbst zu finden, gelang mir die Auffindung wiederholt im Jahre 1904, dann noch einmal im Jahre 1906. Meine Funde waren folgende:

1. August 1904, Acker nächst Allenbach im oberen Idartale, Rheinprovinz: ein kümmerliches Exemplar, nach dem Abmähen wiederausgetrieben, mit nur einer Blüte, diese rein pelorisch, Sporne gleich, ziemlich kurz.

2. W. o., Acker über dem Dhrontal, unweit Thalfang, Rheinprovinz: ein kräftiger Stock mit einer vollentwickelten und vier im Knospenzustand befindlichen Blütentrauben. Alle Blüten und Knospen rein pelorisch.

3. W. o., abgeernteter Acker zwischen Ort und Bahnhof Morauch, Rheinprovinz: von schätzungsweise 200 Exemplaren rund ein Drittel mit pelorischen Blüten. Diese aber nur z. T. regelmäßig, radiär, vielmehr auch die fünfspornigen oft mit ungleich langen oder wie gespreizte Finger nach einer Seite stehenden Spornen. Letztere in der Zahl von 7—1 schwankend. Kein Stock rein pelorisch, vielmehr stets mit den höchsten Sporenzahlen an der Basis des Blütenstandes beginnend und nach oben schrittweise bis zur einspornigen normalen Linariablüte abnehmend. Auch der Blütensaum mit abnehmender Zahl der Sporne immer mehr von der pelorischen Form zur Zygomorphie übergehend. Bei den Zwischenformen der Schlund oft schief verzogen und offenstehend.

4. September 1904. Acker zwischen Baden und Etelsen, Kreis Achim, Provinz Hannover: ein Exemplar mit einer Blütentraube, in dieser, von unten angefangen, zwei fünfspornige radiäre, darüber eine dreispornige, eine zweispornige, eine einspornige Blüte, mehrere ebenfalls einspornige Knospen.

5. August 1906, Seebad Breege auf Insel Rügen, Dünensand vor dem „Strandhotel“: auf einem über metergroßen Fleck Linaria fast in

„Reinkultur“, zahlreiche höchstens spannenhohe Pflänzchen, davon viele mit Pelorien, aber niemals rein pelorisch, stets wie oben. Die Zahl der Sporne nach der Spitze abnehmend, oft die Blütentraube schon mit drei- oder zweisporniger Blüte beginnend, so daß diesen Stöcken eigentliche Pelorien fehlten.

Zu den unter 3, 4, 5 beschriebenen Fällen passen nun schlecht die wiederholten Aussprüche von de Vries, in „Arten und Varietäten“, S. 285 und 293: „Die pelorische Varietät dieser Pflanze zeichnet sich dadurch aus, daß sie nur pelorische Blüten hervorbringt; keine einzige zweilippige oder nur mit einem Sporn versehene Blüte bleibt übrig.“ — „Ich verweise auf das vollständige Fehlen von Zwischenstufen zwischen normalen und pelorischen Individuen.“ — „Die pelorischen Leinkräuter werden in der Regel von dem normalen Typus umgeben gefunden, aber ohne Zwischenformen.“ Nur gelegentlich wurden an den pelorischen Pflanzen vier- oder sechsspornige Blüten gefunden. Der Widerspruch erklärt sich nun wohl so, daß de Vries zufälliger Weise nur die rein pelorischen, nicht aber die ebenfalls existierenden Zwischenformen gefunden hat.

Des weiteren will mir scheinen, als könne man aus der Art und den begleitenden Umständen meiner Funde zu Schlüssen über die Entstehungsursachen der Linaria-Pelorien gelangen. Dieselben schlechtweg als Atavismen zu bezeichnen, geht wohl nicht an; die Systematik gibt uns keinen Anhalt dafür, daß die Ahnen der Linaria radiär-fünfspornige Blüten besessen hätten. Wenn wir einen hypothetischen Stammbaum konstruieren dürfen, so muß er doch wohl so aussehen: 1. radiäre ungespornte, 2. zygomorphe ungespornte, 3. zygomorphe einspornige Blüten.

Dagegen könnte die Ausbildung der Pelorien mit auf eine äußere Ursache zurückzuführen sein. Meine Funde 1—4 sind in dem abnorm warmen und trockenen Sommer 1904, der Fund 5 an einem besonders sonnigen Standort auf trockenem Sand gemacht. Das scheint mir darauf hinzudeuten, daß diejenigen Umstände, die sonst allgemein die Blütenbildung überhaupt auf Kosten der vegetativen Entwicklung beschleunigen, d. h. helles Licht, Trockenheit, Nährstoffmangel, mit anderen Worten das Überwiegen der Lufternährung (Assimilation) über die Bodenernährung[1]), in diesem besonderen Falle das Zustandekommen der Pelorien bewirken.

Unterstützt wird diese meine Vermutung durch die erwähnte Tatsache, daß an den nicht rein pelorischen Stöcken die Zahl der Sporne

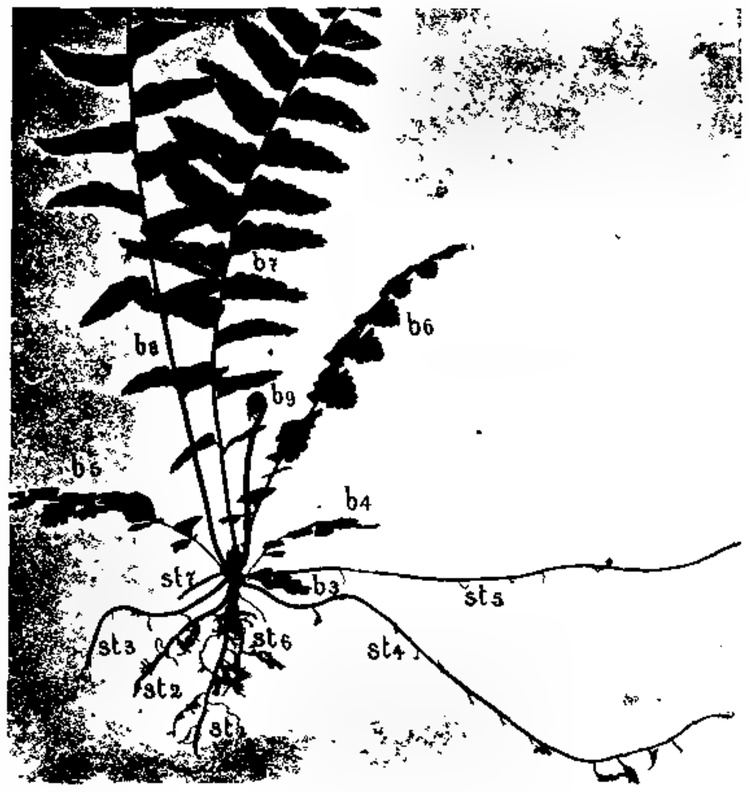
1) Vgl. Hugo Fischer, Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen. Flora, Bd. XCIV, pag. 478 ff., 1905.

stets an der Basis der Traube am größten ist und nach oben nur ab-, niemals zunimmt (soweit meine Beobachtungen reichen). Das deutet auf einen gewissen Nahrungs-(Kohlenhydrat?)Überschuß als Ursache der Vielspornigkeit, welche letztere Eigenschaft schrittweise zurückgeht, je mehr der Überschuß verbraucht wird.

Den endgültigen Beweis für meine Hypothese sollte das Experiment erbringen. Ich habe im vorigen Herbst Exemplare von Stellen, an denen weit und breit Pelorien nicht zu finden waren, ausgegraben und in Töpfe mit bereits ausgesogener Blumenerde eingepflanzt, habe dann die zwei Töpfe, die den Winter überdauert, so sonnig als möglich aufgestellt und so wenig als angängig begossen. Der heurige Sommer aber, mit wenig Sonnenschein und viel Regen, ist meinen Hoffnungen wenig günstig, auch haben die Pflanzen unter Blattläusen gelitten, so daß die Aussicht auf ein Gelingen des Versuches stark gesunken ist. Auch im Falle des Gelingens würde ich ihn im nächsten Jahr mit reicherem Material zu wiederholen bemüht sein.

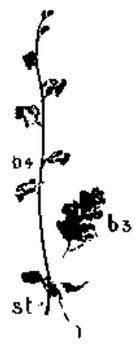
Zum Schluß noch ein paar Worte über das Verhältnis der rein pelorischen zu den gemischt pelorischen Pflanzen. Daß beiderlei Typen vorkommen, ist mir, insbesondere auch nach meinen eigenen Funden (vgl. o. bei 2 im Gegensatz zu 3, 4, 5), nicht im mindesten zweifelhaft. Daß die gemischt pelorischen etwa Kreuzungen von Pelorien mit Normalformen seien, ist an sich unwahrscheinlich, außerdem durch de Vries Bastardierungsversuche, die ein solches Resultat niemals ergeben haben, ausgeschlossen. Die mir wahrscheinlichste Deutung ist die: Die Beeinflussung des Stoffwechsels im Sinne gesteigerter Assimilation bei geringer Bodenernährung bewirkt eine Vermehrung der Sporne; aus den mehrspornigen Formen hat sich eine konstante, fünfspornig radiäre Rasse entwickelt. Warum gerade eine fünfspornige? Vielleicht in Anlehnung an die mechanische Blattstellungstheorie, weil fünf Sporne den Zwischenräumen zwischen den fünf Kelchzipfeln am besten entsprechen.

Was mir an der hier beleuchteten Frage das wichtigste dünkt, ist das: Wenn meine Hypothese zutrifft, dann besitzen wir in der von de Vries ja ausführlich bewiesenen Erblichkeit der Pelorien ein prachtvolles Beispiel für Vererbung erworbener Eigenschaften. Liegen solche Beispiele auch schon vor, so ist doch noch jeder neue Beitrag von hohem Interesse.



4

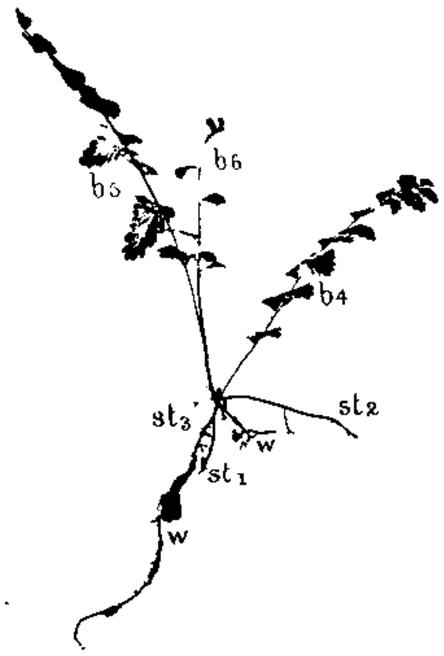
2



1

5

6



3

7

Sperlich phot.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

Vorlesungen über Bakterienenzyme. Von Dr. phil. **Franz Fuhrmann**, Privatdozent für Technische Mykologie an der Technischen Hochschule und Bakteriologie an der Universität zu Graz. Mit 9 Abbildungen und 5 graphischen Darstellungen im Text. Preis: 3 Mark 50 Pf.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von Dr. **Ludwig Jost**, a. o. Professor an der Univers. Straßburg. Mit 183 Abbildungen. — Zweite Auflage. — Preis: brosch. 14 Mark, geb. 16 Mark

Besprechung über die erste Auflage:

Flora 1904, Bd. XCIII, H. 2:

Die Darstellung ist klar, kritisch und reichhaltig und oft durch historische Rückblicke belebt. Die Jostschen Vorlesungen werden deshalb als eine treffliche Einführung in das Studium der Pflanzenphysiologie begrüßt werden. Auch für Berufstechniker ist das Buch wertvoll durch die eingehende Berücksichtigung und Diskussion, welche die neuere pflanzenphysiologische Literatur in ihm gefunden hat. Solche orientierende Darstellungen sind ja um so notwendiger, je mehr die Entwicklung der Botanik es unmöglich macht, in allen ihren Gebieten die Literatur zu verfolgen, besonders aber in der Physiologie, welche die Grundlage für alle anderen Teile der Botanik darstellt.

Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Von Dr. **Karl Kißkalt**, Privatdozent, Oberassistent am hygien. Institut der Universität Berlin und Dr. **Max Hartmann**, Privatdozent der Zoologie an der Universität und wissensch. Hilfsarbeiter am Königl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin. Mit 89 teils mehrfarbigen Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 50 Pf.

Botanische Praktika zum Gebrauche in den Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Von Dr. **Arthur Meyer**, o. Prof. d. Botanik an der Universität Marburg. I. Teil: **Erstes Mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in die Anatomie der höheren Pflanzen. Zum Gebrauch in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen. Zweite Auflage. Mit 82 Abbildungen im Text. Preis: brosch. 5 Mark, geb. 6 Mark. II. Teil: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Mit einer farbigen Tafel und 31 Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Gesundheits-Ingenieur, 1903, Jahrg. 26, Nr. 22:

Das Buch wird dem Bakteriologen, der sich mit solchen Fragen in erster Linie beschäftigen muß, trotzdem es nur ein Praktikum sein will, recht willkommen sein.

Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. **J. P. Lotsy**. Erster Teil: Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

——— Zweiter Teil. Mit 13 Tafeln u. 101 Textfiguren. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Bd. V, Nr. 25:

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte.

Gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von Dr. **J. P. Lotsy**. Erster Band. Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Syphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pletascieae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. und 2. Teil. Charphyten. Namenregister. Sachregister.

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen.

Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden am 16. Sept. 1907. Von Dr. **Otto Porsch**, Privatdozent für systematische Botanik an der K. K. Universität in Wien. Mit 14 Textabbildungen. Preis: 1 Mk. 50 Pfg.

Progressus rei Botanicae.

Fortschritte der Botanik. Progrès de la Botanique. Progress of Botany. Herausgegeben von der Association Internationale des Botanistes. Redigiert von Dr. **J. P. Lotsy** in Leiden.

Die „Progressus" erscheinen in zwanglosen Heften, die in Zwischenräumen von 4 Monaten zur Ausgabe kommen sollen. Die Hefte werden zu Bänden von etwa 40 Druckbogen vereinigt, so daß jährlich ein Band erscheinen wird.

Die Mitglieder der Association erhalten die „Progressus" zu dem Vorzugspreis von 13 Mark. Bestellungen zu diesem Vorzugspreise sind seitens der Herren Mitglieder direkt an die Verlagsbuchhandlung oder an den Generalsekretär der Association, Herrn Dr. J. P. Lotsy in Leiden, zu richten. Bestellungen, welche durch den Buchhandel aufgegeben werden (auch solche seitens der Mitglieder der Association) können nur zu dem Preise für Nichtmitglieder, welcher 18 M. für den Band beträgt, Erledigung finden.

Vor kurzem wurde vollständig: Band I.

Inhalt des ersten Bandes: **Erstes Heft.** R. v. Wettstein und J. P. Lotsy, Vorwort. Eduard Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. D. H. Scott, The Present Position of Palaeozoic Botany. E. A. Newell Arber, Bibliography of Literature on Palaeozoic fossil Plants. Ch. Flahault, Les progrès de la Geographie botanique depuis 1884. **Zweites Heft.** L. Laurent, Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade. W. Bateson, The progress of Genetics since the rediscovery of Mendels papers. Friedrich Czapek, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896. **Drittes Heft.** R. P. van Calcar, Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifitätslehre seit 1870 mit besonderer Berücksichtigung der Tuberkelbazillen und der säurefesten Stäbchen.

——— **Zweiter Band. Erstes Heft.** Preis des Bandes 18 Mark.

Inhalt: Paul Vuillemin, Les bases actuelles de la systématique en mycologie. R. Zeiller, Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des gymnospermes. — **Zweites Heft.** Inhalt: J. W. Moll, Die Fortschritte der mikroskopischen Technik seit 1870.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.

Von Dr. **Eduard Strasburger**, o. ö. Professor an der Universität Bonn, Dr. Fritz Noll, o. ö. Professor an der Universität Halle a. S., Dr. Heinrich Schenck, Professor an der Technischen Hochschule Darmstadt, Dr. George Karsten, a. o. Professor an der Universität Bonn. ***Neunte umgearbeitete Auflage.*** Mit 782 zum Teil farbigen Abbildungen. Preis: brosch. 7 Mark 50 Pf., geb. 8 Mark 50 Pf.

☞ Diesem Heft liegt ein Prospekt der Firma **B. G. Teubner** in **Leipzig** bei, welchen wir geneigter Beachtung empfehlen.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

98. BAND. VIERTES HEFT.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 82 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1908.

ERSCHIENEN AM 12. MAI 1908.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
KRAŠAN, FRANZ, Die Hauptresultate meiner 20jährig. Kulturversuche	389—406
ORTLEPP, KARL, Der Einfluß des Bodens auf die Blütenfüllung der Tulpen	406—422
MODILEWSKY, JAKOB, Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren. Mit 71 Abbildungen im Text	423—470
STEINBRINCK, C. u. SCHINZ, H., Über die anatomische Ursache der hygrochastischen Bewegungen der sog. Jerichorosen und einiger anderer Wüstenpflanzen (Anastatica, Odontospermum, Geigeria, Fagonia, Zygophyllum). Mit 11 Abbildungen im Text . . .	471—500
GOEBEL, K., Nachtrag zu der Abhandlung „Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen“	501—502

Altes Herbarium, ca. 2000 Pflanzen, Dubletten von Schenk, Reichenbach, Kletzsch, Schoen, Flachs, für 50 Mark zu verkaufen.
Dr. HAHN, Leipzig, Scharnhorststraße 38 III.

Assistent gesucht
zur Anfertigung von botanischen Lehrmitteln für sofort. Selbständige Stellung. Anfangsgehalt Mk. 100—120.
L. Buchhold, naturwissensch. Institut,
München, Gernerstraße 10.

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek,** o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in Czernowitz). Zwei Bände. Preis: 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

Pharmaceutische Zeitung Nr. 102, 1904:

. . . Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen Beruf oder Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren Fachgenossen natürlich auch.

Versuch einer Begründung der Deszendenztheorie. Von **Karl Camillo Schneider,** a. o. Prof. der Zoologie in Wien. 1908. Preis: 3 Mark.

Vorlesungen über Bakterien. Von Dr. **Alfred, Fischer,** o. Prof. der Botanik in Basel. Zweite vermehrte Auflage. Mit 69 Abbildungen. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java. Von Dr. **W. Detmer,** Prof. an der Universität Jena. Mit einer Tafel. Preis: 2 Mark 50 Pf., gebunden 3 Mark 50 Pf.

Die Hauptresultate meiner 20jährigen Kulturversuche.

Von † **Franz Krašan**, Graz.

Diese von 1886 bis jetzt fortlaufenden Kulturversuche bestehen darin, daß Pflanzen, meist aus den Gebirgsregionen Steiermarks und Kärntens, aus ihrem ursprünglichen Boden mit Wurzeln ausgehoben und in die wärmere Talregion der Umgebung von Graz versetzt werden, um auf fremdem Boden, mitten zwischen einer gleichfalls fremden Vegetation ihre Mutationsfähigkeit zu erproben. In gleicher Weise werden daneben auch Pflanzen, unter gleichen Verhältnissen, aus Samen verschiedener Provenienz gezogen.

Es sei mir gestattet, wenigstens die wesentlichsten Ergebnisse und Erfahrungen zur Kenntnis derjenigen Forscher zu bringen, welche sich mit dem Deszendenzproblem befassen, oder darum interessieren.

1. Bevor eine Pflanze einem solchen Kulturversuche unterzogen wird, ist es unumgänglich notwendig, sie an Ort und Stelle, an ihren natürlichen Standorten, möglichst gründlich zu studieren. Nur variable Arten können den Gegenstand bilden, in ihren morphologischen Charakteren erwiesenermaßen konstante Spezies, wie z. B. Convallaria majalis, Majanthemum bifolium, würden voraussichtlich zu einem negativen Resultat führen.

2. Schon durch eine der ersten Versetzungen der Knautia arvensis (typische „Form“ der Wiesen) auf einen Platz am Grazer Schloßberge zwischen Gebüsch auf Dolomit, wo Kn. drymeja, d. i. Scabiosa pannonica Jacq. in der Nähe nicht vorkommt, erhielt ich nach 3 Jahren eine Mittelform, aus deren Samen auf einem ganz anderen Boden (tertiärer sogen. Belvedere-Schotter, Lehm und Quarzsand im Bereiche des Waldes) Mutanten und Nichtmutanten hervorgegangen sind. Natürlich hatte ich vorerst die Kn. drymeja aus der Nähe sorgfältig entfernt und den Boden mit frischem Erdreich beschickt, das frei war von deren Samen, so daß ich die Beruhigung hatte, eine einwandfreie Saat erzielt zu haben. Die Mutanten habe ich hierauf (nach einem Jahr) vorsichtig ausgehoben und auf einen anderen Boden in weiterer Entfernung von der Stelle, auf silurischen Schiefer im Waldbereiche, versetzt, und hier haben sie sich zu typischer Kn. drymeja ausgebildet.

Ein einziges Mal war es mir gelungen, aus einem versetzten Exemplar der Kn. arvensis eine sehr divergente Abänderung zu erzielen, indem die Pflanze sich durch Metamorphose innerhalb 4 Jahren zur Kn. drymeja gestaltet hatte. Sonst habe ich gefunden, daß Kn.

arvensis, ausgehoben und in den Wald versetzt, zwar eine teilweise Metamorphose durchmacht, dabei aber größtenteils bald an Erschöpfung zugrunde geht; von vielen versetzten Stöcken überlebt kaum ein oder der andere den zweiten Winter. — Kulturversuche mit dieser Knautia wurden auch in der Fölz bei Aflenz (im Hochschwab-Gebiete) vorgenommen.

3. Nicht weniger merkwürdig ist das Verhalten der Kn. longifolia, welche Kitaibel in ihrer typischen Form, wie sie in der Marmaros im karpatischen Waldgebirge vorkommt, in seinem Folio-Werke, Bd. I, pag. 4, Taf. 5 dargestellt hat. Diese Pflanze erscheint sehr auffallend durch ihre steifen, sehr verlängerten, ganzrandigen Blätter; sie ist ganz kahl bis auf das Blütenköpfchen und den obersten die Blüten tragenden Teil des Stengels, welcher drüsig behaart ist, und entwickelt in der Regel keine Rosetten; die Anthodien (Blütenköpfchen) sind groß, ansehnlich, schön pfirsichblütrot, an den Hüllblättchen und Fruchthüllchen stark wimperigzottig.

Ich habe Kn. longifolia in Südtirol und in den karnischen Alpen kennen gelernt, aber nur in der Krummholzregion (1700—2000 m) typisch gefunden; in Gärten artet sie aus. Die Pflanze habe ich bei Graz im Freien nur aus Samen, welche ich teils in Südtirol, teils in den karnischen Alpen gesammelt hatte, an mehreren Plätzen erzogen und gefunden, daß sie in der Talregion, auch in Topfkulturen, ihre typischen Eigenschaften in zahlreichen Mutanten verliert, indem sie Rosetten bildet, Behaarung annimmt und öfter auch gekerbte und gezähnte Blätter erzeugt, so daß sie auf den ersten Blick für Kn. silvatica genommen werden könnte. Auch unverkennbare Annäherung an Kn. arvensis habe ich mehrmals konstatiert, denn manches kultivierte Exemplar machte den Eindruck, als ob es ein dreifacher Bastard von Kn. longifolia, Kn. silvatica und Kn. arvensis wäre, durch die kurzen, wellig verbogenen Blätter und eine Behaarung, wie sie manchen „Formen“ der Kn. arvensis eigen ist.

Bei Paneveggio in Südtirol kann man bei 1530 m direkte Übergänge in Kn. arvensis sehen, obschon diese sonst weit und breit in der Gebirgsgegend nicht zu finden ist und erst in der Talregion auftritt.

Nichtmutanten gibt es in den Kulturen der Kn. longifolia genug, wenn auch die Zahl der Mutanten überwiegend ist. Die ersten Blätter, welche die Versuchspflanze im Frühjahr hervorbringt, sind immer vom Typus der Kn. longifolia,. später erst werden an den Rosetten behaarte von ganz anderem Aussehen erzeugt.

4. Sehr mutationsfähig ist auch Scabiosa lucida, eine Begleiterin des Krummholzes und des Rhododendron; doch nur aus Samen erhalte ich Mutanten, die mit Wurzeln versetzten Stöcke erweisen sich als konstant. Die Samen habe ich mir größtenteils aus dem Vellachtal in den Karawanken Kärtens verschafft, einige auch aus dem Zillertal und Halltal in Tirol.

Schon an den Kulturplätzen bei Bad Vellach habe ich die Erfahrung gemacht, daß die dortige Sc. lucida sehr leicht an Plätzen längs der Straße, wo die nahe verwandte Sc. agrestis vorkommt, zu ziehen ist, aber diese verträgt die Standorte der Sc. lucida nicht. Ersteres gilt auch von der aus Samen erzogenen Skabiose in der Umgebung von Graz, wo ich mehrere Saatkulturen an verschiedenen Plätzen hergestellt hatte.

Sehr auffallend sind die vielfachen Schwankungen in der Entwicklung des Laubsystems: in einzelnen Fällen hat die Pflanze anfangs, bis zur Erreichung des Blütenstadiums, in der Rosette Blätter erzeugt, wie sie nur eine echte monokarpische Sc. agrestis haben kann, so daß ich der Meinung war, daß letztere aus der Rosette hervorgehen werde; war aber das erste Blütenstadium vorüber, so schlug sie eine ganz andere Richtung ein, denn die Blätter, welche von da an an den Rosetten erschienen, sind nicht geteilt, sondern nur gekerbt oder gesägt und sehr dicht weichhaarig. Wieder in anderen Fällen brachte die Pflanze zweierlei Rosetten hervor, die eine von der Formbeschaffenheit wie bei Sc. agrestis (Blätter doppelt-fiederspaltig), die andere mit ungeteilten, nur gekerbten, aber dicht weichhaarigen Btättern usw.

Die Blüten hatten im Laufe der Jahre eine mehr blaue als purpurrote Farbe angenommen; die Kelchborsten wechselten an den sukzessive erschienenen Blüten ihre Färbung, meist fand ich sie schwarz, aber hier und da zeigten sich auch fuchsigbraune wie bei Sc. ochroleuca, an die es überhaupt mehrfache Annäherungen gab; mit der Zeit bemerkte ich auch, daß an besonders dürren Plätzen die Kelchborsten merklich kürzer geworden waren, als es bei einer typischen Sc. lucida sein kann. Aber die Mutationen haben hier und da auch noch eine weitere Stufe der Abänderung erreicht, indem unter den vielen Exemplaren der Kulturen auch einzelne monokarpische, auch im Habitus der Sc. agrestis entsprechende Individuen zum Vorschein kamen. Überhaupt setzen sich die Bestände nur aus Mutanten zusammen, die reichlich Frucht tragen und durchaus keimfähige Samen liefern. Seit 1898 ist bereits eine dritte Generation entstanden.

5. Einen Gegensatz zu der außerordentlichen Mutationsfähigkeit der präalpinen Sc. lucida bildet eine am Göstingerberge unter dem sogen. Jungfernsprung, bei Graz, im Buchenwalde auf Humus in schattiger Lage am Fuße der Kalkfelsen vorkommende Skabiose, gleichfalls aus der Columbaria-Gruppe, auffällig durch ihre weiche Pubeszenz und gespreizte Blattabschnitte am Stengel, hierdurch und durch die Vielköpfigkeit des Rhizoms (2—10 und mehr Blütenstengel aus einer Wurzel!) von den Skabiosen aus der nächsten Verwandtschaft der Sc. lucida sehr abweichend. Blüten blau, Kelchborsten lang, schwarz.

Ich habe diese Skabiose teils mit bewurzeltem Rhizom, teils aus Samen auf ganz anderem Boden (tertiärer Lehm und Quarzsand mit Quarzgeschieben) zwischen Genista tinctoria und germanica, Polygala vulgaris und anderen Heidepflanzen in der Nähe von Eichengebüsch angebaut, wo sie in sonniger Lage vortrefflich gedeiht, während die Pflanzengemeinschaft an ihrem ursprünglichen Standorte sich aus wesentlich anderen Florenelementen des Kalkbodens zusammensetzt: Silene latifolia (Rchb.), unmittelbar davon an Kalkfelsen Sesleria varia, Primula Auricula, Phyteuma orbiculare carduus glaucus, Dianthus plumarius; doch die Pflanze behält hartnäckig ihre ursprüngliche Natur: es gibt hier keine Mutanten.

Das legt einem den Gedanken nahe, daß es sich um einen Typus handelt, der viel zu alt ist und dem Erlöschen zu nahe steht, um noch variieren zu können.

6. Leucanthemum, Wucherblume. Aus dieser engeren Gruppe der Gesamtgattung Chrysanthemum kommen drei Arten, bezw. „Formen“ in Betracht, nämlich das Chrys. Leucanthemum der Wiesen, das Chr. heterophyllum Willd. und das Chr. montanum L., beide autochthon und nur auf gebirgigem Kalkboden des Südens vorkommend, vom Wiesen-Leucanthemum, welches durchaus pappuslose Früchtchen besitzt, durch ein mehr oder weniger vollständiges (oft nur rudimentäres) Pappuskrönchen der randständigen Früchtchen unterscheidbar.

Chr. heterophyllum ist an den lineal-länglichen gleichmäßig sägeartig gezähnten Stengelblättern, welche weit hinauf reichen, leicht zu erkennen, während Chr. montanum fast ganzrandige, sehr schmale Stengelblätter besitzt; diese sind schon in der Mitte des Stengels reduziert und lassen den oberen Teil desselben schaftartig erscheinen. Bei beiden sind die Blätter der Rosette gleichmäßig kerbig-gezähnt, bei Chr. heterophyllum oft scharf gesägt und gewöhnlich breiter als bei Chr. montanum, doch nie gebuchtet oder sonstwie geteilt. Übrigens gibt es eine scharfe diagnostische Grenze zwischen beiden „Formen“

ganz und gar nicht: an ein und demselben Standorte können beide vorkommen, wenn die Bodenbeschaffenheit nicht eine durchaus gleichmäßige ist.

Beide „Formen“ sind in den Dolomitgegenden von Südtirol bis 1600 m hinauf sehr verbreitet, ich fand sie auch im Vellachtal Kärntens häufig; übrigens kommt Chr. heterophyllum nicht minder auch in Untersteiermark vor, ferner sogar am Plawutsch (im ganzen Zuge des Berges) und am Schloßberge mitten in der Stadt, mitunter in sehr üppigen Exemplaren, an denen die Blütenköpfchen eine ungewöhnliche Größe erreichen.

Zu Kulturplätzen hatte ich mehrere Stellen am Vorder-Plawutsch und auf Tertiärland (Lehm mit Quarzgeschieben) in der Umgebung der Stadt gewählt. Die Anbauversuche am Vorder-Plawutsch bezweckten zunächst, die genetischen Beziehungen zwischen Chr. heterophyllum und dem gemeinen Wiesen-Leucanthemum in Evidenz zu stellen; zu dem Behufe wurden Stöcke des letzteren auf der Wiese ausgehoben und an die Standorte des Chr. heterophyllum versetzt, während umgekehrt Stöcke dieses letzteren ausgehoben und ins Tertiärland im Bereiche der Wiesen und Felder verpflanzt wurden (Reciproke Kulturversuche!). Daneben bewerkstelligte ich einige Aussaaten mit Samen von Südtiroler Provenienz und solchen, die ich im Vellachtale gesammelt hatte.

Es gelang aber nicht, das Wiesen-Leucanthemum neben dem Chr. heterophyllum zu irgend welcher Ausdauer zu bringen: die Versuchspflanzen hielten sich ein, zwei oder drei Jahre, wurden aber allmählich immer schwächer, schließlich wahre Kümmerlinge und gingen dann ein. Auch einige Nachhilfe hat nichts genützt, einerlei ob die Versuchsobjekte mit bewurzeltem Rhizom verpflanzte Stöcke, oder Sämlinge waren: das Wiesen-Leucanthemum verträgt entschieden den steinigen Kalkboden, auf welchem Chr. heterophyllum gedeiht, ganz und gar nicht; aber umgekehrt dieses verträgt den erdigen Boden im Bereiche der Wiesen sehr gut, und dies gilt auch von Chr. montanum, dabei verlieren beide unter solchen Anbauverhältnissen mit der Zeit das charakteristische Pappuskrönchen an den randständigen Früchtchen, und an den Blättern zeigen sich mitunter auffallende Annäherungen an das Wiesen-Leucanthemum.

Solchen Tatsachen gegenüber, daß nämlich die Metamorphosen und Mutationen hier nicht rückläufig sind, erscheint die Vermutung (Wahrscheinlichkeitsschluß!) wohl gerechtfertigt, daß unsere allverbreitete Wiesenwucherblume sich aus den zwei südlichen Typen, dem Chr. heterophyllum und Chr. montanum, ableiten läßt.

Das gilt aber nur von jener „Form“, welche sich durch längliche, sägeartig gezähnte Stengelblätter und ungeteilte Blätter der Rosette, welche gezähnt, aber nicht stumpf gekerbt sind, auszeichnet; für eine zweite „Form“ des Wiesen-Leucanthemum, jene nämlich, welche mehr oder weniger geteilte, einfach oder zweifach fiederlappige Blätter der Rosette mit ungleichmäßig stumpfgekerbten Abschnitten besitzt, gilt das nicht, sie ist zu sehr von der anderen abweichend, schon durch die eingeschnitten-gezähnten Stengelblätter mit gespreizten, bogig zurückgekrümmten Zackenzähnen.

Diese zweite „Form“ mahnt gar sehr an das alpine Chr. atratum Jacq. (Chr. coronopifolium Vill.), ihre Generationen dürften daher als uralte Deszendenzen dieser alpinen Art zu betrachten sein. Doch besitzen beide „Formen“ in dem gänzlichen Mangel eines Pappus an den Früchtchen und an der kammförmig gezähnten oder vielmehr gefransten Basis der Stengelblätter so viel Gemeinsames, daß wir uns darüber nicht wundern, wenn beide von dem Phytographen zu einer Art zusammengezogen werden, obschon vom modernen phytographischen Standpunkt eine Scheidung natürlicher wäre, weil das Chrys. Leucanthemum der Wiesen eigentlich nur eine Scheinart ist, begründet durch die Linnésche Artauffassung des 18. Jahrhunderts. Vielleicht wäre diese Scheidung schon längst erfolgt, wenn nicht zahlreiche Übergangsstufen — das Wiesen-Leucanthemum ist nämlich ungemein variabel — einen, allerdings nur formalen Zusammenhang vortäuschen würden.

Noch einen Befund muß ich bei dieser Gelegenheit erwähnen: an den dolomitischen Bergabhängen des Vellachtals kann man nicht nur Chr. montanum und heterophyllum beobachten, sondern auch Mittelformen zwischen diesen und dem alpinen Chr. atratum, so daß ich oft nicht wußte, ob ich es noch mit obigen zwei „Formen“, oder vielmehr mit Chr. atratum zu tun hatte. Weil aber dieses in so geringer Meereshöhe (550—700 m) gegenwärtig dort nicht vorkommt, weshalb an eine Bastardbildung nicht leicht zu denken ist, so halte ich es für ebenso wahrscheinlich, daß solche Mittelformen uralte Mutanten des Chr. atratum sind, aus einer Zeit, als die dortigen Niveauverhältnisse andere waren, so daß diese alpine Art dortselbst recht wohl möglich war.

Auf diese Art würde sich allerdings die Filiation des Wiesen-Leucanthemum sehr kompliziert gestalten, indem eine Abteilung einerseits vom Chr. atratum unmittelbar, andererseits auch vom Chr. montanum — heterophyllum ins Auge zu fassen wäre (Konvergenz?).

7. Was Violen anbelangt, sei hier vorzugsweise nur des Verhaltens von V. collina, einer xerophilen Veilchenart, meist des Kalk-

und Dolomitbodens, gedacht; sie ist am Grazer Schloßberg und sonst in der Umgebung sehr verbreitet, trifft aber nirgends mit V. odorata, welche eine Garten- und Ruderalpflanze ist, der sie morphologisch am nächsten steht, zusammen.

Vor einigen Jahren hatte ich mehrere Exemplare ausgehoben und zwischen Urtica dioica, Lamium maculatum und das gemeine klimmende Labkraut (Galium elatum) in eine Straßenhecke verpflanzt: dort gedeihen sie, trotz der drohenden Überwucherung durch das Dickicht, vortrefflich. Der Wurzelstock hat sich mehr geteilt, sonst ist es auch noch zu einer Abänderung in der Form der Sommerblätter gekommen, denn diese sind nun breitherzförmig, dunkelgrün und so von denen der V. odorata kaum mehr zu unterscheiden, während die Pflanze an ihren natürlichen Standorten im Hauptumriß länglich-ovale, lang gestielte, mehr gelblichgrüne Sommerblätter hervorbringt. Aber in den Blüten, welche im April zum Vorschein kommen, hat sich nichts geändert; sie sind klein, hellviolett, in der Mitte blaß, wohlriechend, genau so wie V. collina sie sonst erzeugt.

An den Versuchsexemplaren, welche auf die Heide zwischen Genista tinctoria, Pteridium aquilinum, Solidago virga aurea und Serratula tinctoria (Lehmboden) versetzt worden sind, fällt es auf, daß die Pflanzen neben normalen Blättern auch solche (im Frühjahrstrieb) erzeugen, wie sie nur V. hirta haben kann. Sonst habe ich auf solchem Boden an den einzelnen Versuchstöcken eine Annäherung an V. hirta an den Blättern nicht wahrgenommen.

V. odorata hält sich auf Heideboden einige Jahre, erzeugt aber keine Ausläufer, verkümmert von Jahr zu Jahr mehr und geht dann ein, ohne mutiert zu haben, nur in den Blättern stellt sich eine schwache Metamorphose ein, insofern als diese viel kürzer gestielt, aber mit breiterem Ausschnitt an der Basis erscheinen. Der Wohlgeruch der Blüten ist viel schwächer als bei der im Garten kultivierten Pflanze.

8. Ein weiterer Gegenstand der Kulturen ist Thlaspi, wobei ich mich jedoch auf die engere Gruppe derjenigen „Formen“, welche dem Th. montanum systematisch am nächsten stehen, beschränkt habe. Hierzu wurden insbesondere Samen des echten Th. montanum aus Niederösterreich (Gegend von Baden), von Th. goesingense aus Obersteiermark, Th. praecox aus Untersteier und Th. alpinum aus den obersteierischen Alpen benützt; auch mit bewurzelten Stöcken und Ablegern von Th. goesingense und Th. alpinum wurden mehrere Anbauversuche gemacht.

Die Anbauplätze befinden sich an verschiedenen Stellen der Umgebung von Graz; auf alle Lagen und Bodenarten ist hierbei Bedacht genommen worden; auf dolomitischen und gewöhnlichen steinigen Kalk, silurischen Schiefer, Lehm und Quarzsandboden usw.

Diese Thlaspi-Arten, bzw. „Formen“ sind ausdauernde Gewächse, meist Gebirgspflanzen, mit weißen Blüten; Korolle 6—9 mm lang, der bleibende Griffel 1—3 mm; die Infloreszenzachse verlängert sich später wenig oder gar nicht.

Es hat sich bei diesen Kulturen herausgestellt, daß die Innovationsverhältnisse ungemein variabel sind und für eine richtige Artbegründung daher von keinem wesentlichen Belange: das Rhizom teilt sich in schattiger Lage mehr oder weniger, zwischen Moos und Gestrüpp bildet es oft gar lange Ausläufer, besonders bei Th. praecox Untersteiermarks und bei Th. goesingense; diese Abänderung ist bei letzterem sogar als besondere Art (Th. umbrosum Waisb.) unterschieden worden. In freier sonniger Lage bleibt der Wurzelsstock ungeteilt, wird aber bei den genannten zwei „Arten“ mehrköpfig, weshalb sich 2—5 und mehr Blütenstengel dicht nebeneinander entwickeln, so daß es den Anschein hat, als ob sie alle aus einer einzigen Rosette hervorgegangen wären.

Die genannten zwei „Arten“ sind es auch, besonders Th. praecox, welche auf Verletzungen beim Versetzen, auf raschen Temperaturwechsel und dergl. durch Erzeugung von Anthokyan in der Epidermis der Blätter und an den Blütenkelchen reagieren: manche Stöcke erscheinen unter solchen Umständen wie mit dunkelviolettroter Farbe übergossen; in schattige geschützte Lage gebracht, verlieren die Pflanzen viel von ihrem Anthokyan, werden nach und nach ganz virideszent. Eine weitere Eigentümlichkeit besteht in dem Verhalten der Glaucescenz, welche nur in freier sonniger Lage auftritt, im Schatten aber an den Blättern der Rosette bald verschwindet, doch pflegen bei allen Arten, bzw. „Formen“ der Gruppe die Stengelblätter auch im Schatten mehr oder weniger glaucescent zu bleiben. Gar keine Neigung zur Glaucescenz an den Blättern der Rosette zeigt sich bei Th. alpinum.

Wenn man Th. goesingense beim Serpentinsteinbruch von Kirchdorf, oder Th. praecox bei Trifail in Untersteier genauer ins Auge faßt, so bemerkt man an den Pflanzen nicht nur beträchtliche habituelle Verschiedenheit, je nach der Lage des Standortes, sondern auch in der Frucht. — Gewisse Variationen der Blattform in den Kulturen mahnen gar sehr an Th. alpinum, dem sämtliche Versuchspflanzen in ihren Jugendzuständen täuschend ähnlich sind.

9. Am Grazer Schloßberge kommen zwei „Formen“ der weitläufigen Festuca ovina ständig vor: mehr unten am Fuße des Berges die allgemein verbreitete F. sulcata Hackel auf erdigem Terrain, in den Ritzen des felsigen Dolomits aber bis zum Plateau hinauf die auffällige steife F. glauca var. pallens. Die erstere ist äußerlich gekennzeichnet durch rauhe gefalzte Blätter, welche beim Trocknen auf jeder Flachseite, oder wenigstens auf der einen, stets eine Furche bekommen. Diese Graminee ist matt grasgrün, ihr Blütenstand ist steif aufrecht; die andere ist sehr glaucescent oder blaugrün, auch an der etwas überhängenden Blütenrispe, ihre Blätter sind glatt, sehr steif, derb und geschlossen, so daß nur eine sehr schmale weißliche Rinne die einander sehr genäherten Ränder erkennen läßt, seitwärts sind sie bauchig gerundet.

In den achtziger Jahren war es, da kam ich auf den Gedanken, einen Rasen der F. sulcata in eine Felsspalte des Dolomits zu verpflanzen, und zwar an einer Stelle (schattig!), wo F. glauca in unmittelbarer Nähe nicht vorkommt. Der Versuch gelang zufällig, weil mehrere Regen zu gelegener Zeit gefallen sind.

Schon nach zwei Jahren waren die Blätter der neuen Sprosse nicht mehr so wie bei einer echten F. sulcata, sie machten sich bemerkbar durch Zurückbiegung und schraubige Drehung, auch waren sie glatt und an den Seiten gerundet. Zwei Jahre später waren an den erneuerten Sprossen Blätter erschienen, die einem sehr kompetenten Fachmann, Prof. Hackel, Zweifel aufkommen ließen, ob dieselben wirklich einem Rasen angehörten, der ursprünglich F. sulcata war, denn sie hatten auffallend den Charakter der F. glauca angenommen, was sich auch an den subepidermalen Bastbündeln gezeigt hatte.

Nun erst hatte der Rasen die ersten Blütenrispen erzeugt, aber diese waren nicht bläulichgrün, auch nicht überhängend, sondern so wie bei F. sulcata. Aus Samen, welche dieser Rasen gereift hatte, habe ich eine neue Generation von Individuen erhalten, indem ich sie in die Ritzen eines anderen Dolomitfelsens gesetzt hatte; auch einzelne dieser Nachkommen haben die partielle Metamorphose durchgemacht, aber neben den Sprossen, welche das Aussehen jener der Mutterpflanze hatten, erschienen in der Folge auch Sprosse mit Blättern wie bei F. sulcata. Die Versuchspflanzen zeigten keine rechte Entwicklungsfähigkeit und gingen bis 1905 allmählich durch Verkümmerung fast gänzlich ein.

Saaten mit Samen der F. sulcata vom quarzig-lehmigen Boden habe ich sonst an mehreren Stellen in den Ritzen der Dolomitfelsen

am Schloßberge vorgenommen und habe dabei die Überzeugung gewonnen, daß ihre Keimfähigkeit selbst unter solchen scheinbar sehr ungünstigen Verhältnissen nichts von ihrer sonstigen Intensität verliert. denn ich erhielt immer viel Keimlinge und Sämlinge, von denen einzelne der eben beschriebenen Metamorphose fähig waren, freilich mit schließlicher Rückkehr zur ursprünglichen „Form".

10. In den achtziger Jahren war es auch, wo ich mit meinen Potentilla-Kulturen begonnen hatte; allerdings habe ich sie auf jene Frühlings-Potentillen beschränkt, welche bei den älteren Phytographen als P. verna L. gegolten hat; leider hat sie in der Folge so viele andere Namen bekommen, daß eine Verständigung schon ziemlich schwer geworden ist, wegen der enormen Zahl der Synonyme, doch glaube ich, daß man am besten auskommen wird, wenn man sie als Potentilla verna Aut. vet. bezeichnet. Eine Verwechselung ist kaum möglich, wenn man beachtet, daß es sich um eine Pflanze der Talregion handelt, und daß keine andere Potentilla in Mitteleuropa einen derartig geteilten und verzweigten Wurzelstock besitzt.

P. verna erfreut uns schon im April an Rainen, grasigen Abhängen der Auen, auch auf gebirgigem Boden, durch ihre zahlreichen goldgelben Blüten; sie stellt aber keinen homogenen oder einheitlichen Typus vor, denn in der Behaarung vorzugsweise herrscht eine sehr auffallende Mannigfaltigkeit; man kann darnach im Formenkomplexe der P. verna zwei als Gegensätze einander gegenüber stehende Gruppen unterscheiden: die eine durch eine mehr oder weniger ausgeprägte weißlich-graue oder aschgraue Filzbehaarung an den Blättern, die andere durch ein mehr oder weniger starkes Zurücktreten dieses Haarkleides, oft bis zu dem Grade, daß die Blätter grasgrün erscheinen, ausgezeichnet.

In Mitteleuropa kommt es bei der ersten Gruppe in der Regel nur bis zu der Stufe der P. arenaria Berkh., aber schon am wärmeren Karste des Görzischen Küstenlandes und Istriens ist die für diese Gegenden sehr charakteristische P. Tommasiniana mit ihren dreizähligen Blättern merklich intensiver filzig-grauhaarig, und ähnliches gilt auch von anderen „Formen" dieses Komplexes in den Mittelmeer-Gebieten.

Der Haarfilz ist aus kurzen Härchen gebildet, welche um ein längeres, auf der Blattfläche normalstehendes Haar ein zierliches, unter dem Mikroskop deutlich sichtbares Sternchen bilden, da sie der Blattfläche anliegen. Bei „Formen", welche sich dem anderen Extrem nähern, sind die Sternhärchen mehr aufgerichtet und machen sich als Haarbüschel bemerkbar (auch die zierlichen Sternchen sind keineswegs wirkliche

Sternhaare, denn ihre Strahlen entspringen aus kleinen warzenförmigen Papillen der Epidermis). dabei pflegt das Mittelhaar eine größere Länge anzunehmen, und bei einer noch weiter gehenden Reduktion umgeben sie, in der sehr verminderten Zahl von 1 bis 3, den Fuß des verlängerten Mittelhaares, ja es können hin und wieder die begleitenden „Sternhärchen“ auch ganz fehlen, was ich aber in Steiermark noch nicht beobachtet habe. Dieses Extrem ist die P. verna var. viridis Neilr. = P. viridis (Neilr.) mit 1—3 Begleithärchen, und wenn die Blätter, Blütenstiele und Kelche außerdem zur Blütezeit reichlich drüsig und die Teilblättchen gegen die Basis keilig verschmälert und vorn tiefer eingeschnitten-gezähnt sind, die P. verna var. glandulifera = P. glandulifera Kr.

Bei all dieser großen Formenmannigfaltigkeit besitzt der gesamte Komplex ein gemeinsames, sehr charakteristisches Merkmal in der Beschaffenheit des Rhizoms, indem dieses, besonders auf sandigem Boden, zerbröckeltem Dolomit und dergl. sich ausläuferartig teilt; solche Ausläufer bilden auf steinigem Substrat ein förmliches Netz. Auch die sehr schmalen aschgrauen Rhizomschuppen und Nebenblätter sind im Charakteristikum der P. verna.

Die Vermehrung dieser Potentille durch Samen ist, wie die Kulturversuche gelehrt haben, sehr beschränkt, ich habe darum nur die Ableger, welche ich durch Abtrennen der Ausläufer erhielt, zum Anbau benutzen können; solche Ableger greifen aber ungemein leicht und bewurzeln und bestocken sich in kurzer Zeit.

Geradezu unerwartet ist die Hartnäckigkeit, mit welcher die „Form“ P. arenaria in freier Lage auf Urboden (sonnig!) an ihrem grauen sternfilzigen Haarkleid festhält: der Boden kann trocken oder feucht sein, die Unterlage kann aus Kalk, Dolomit oder Serpentin, kann aus paläozoischem Schiefer oder aus tertiären Quarzgeschieben und Lehm usw. bestehen, die Pflanze bleibt immer gleich graufilzig.

Anders verhält sich die Sache bei Topfkulturen, wie ich sie in meiner Wohnung durchgeführt habe. Wird ein Erdreich genommen, welches reich an Humus und Düngerstoffen ist, und wird außerdem die Versuchspflanze schattig gehalten, so stellen sich an den neu hervortretenden Blättern Büschelhaare ein anstatt der „Sternhaare“, diese bilden nun nicht mehr einen so dichten Überzug wie ihn eine wirkliche P. arenaria besitzt, es schimmert etwas von der grünen Blattsubstanz durch, das Mittelhaar des Büschels erscheint in der Folge mehr verlängert, und mehr und mehr wird die Pflanze virideszent; aber ins Freie übertragen am Standorte der P. arenaria (sonnig-trocken,

Dolomit des Schloßberges) nimmt sie den ursprünglichen Haarüberzug nicht mehr an: sie bleibt eine virideszente „Form“, nur daß sich das Haarkleid mehr verdichtet. — Schon die schattige Lage bewirkt eine Lockerung des Sternhaarfilzes bei P. arenaria.

Wird die Pflanze arg verletzt, oder wird sie einer andauernden Trocknis ausgesetzt, so daß sie nahe daran ist einzugehen, so bringt sie, nach der Befeuchtung des Erdreichs neu belebt, im sekundären Trieb mehr oder weniger virideszente Sprosse hervor, welche keinen Sternhaarfilz annehmen, wenn man sie an sonnige Standorte der P. arenaria versetzt. Zu dem gleichen Resultat führten Anbauversuche mit P. glandulifera auf sonnig-trockenem Dolomitboden.

Samen der P. viridis habe ich auf felsigem Kalk- und Dolomitboden bei Graz mehrmals und an verschiedenen Stellen angebaut, in unmittelbarer Nähe der filzig behaarten P. arenaria, allein zu einer ausdauernden Saat ist es niemals gekommen: es hat wohl reichlich Keimung gegeben, viel Sämlinge waren da, aber mit jedem folgenden Jahre wurde ihre Zahl geringer, und schließlich hatte ich keine einzige Pflanze erzielt. Zu einem gleich negativen Resultat hatten Aussaatversuche mit Thlaspi praecox geführt, obschon möglichst auf solche Bodenverhältnisse Bedacht genommen wurde wie diejenigen an Ort und Stelle, wo die Mutterpflanzen vorkommen, denen die Samen (bei Trifail, Untersteiermark) entnommen worden sind.

Es würde zu weit führen, wollte ich alle Kulturen und deren Erfolg, bzw. Mißerfolg — wenn man die negativ ausgefallenen mit diesem Worte bezeichnen will — hier vollständig aufzählen, das Vorliegende muß einstweilen genügen. Mehr wird man in meinem Buche: Ansichten und Gespräche usw. (Leipzig 1903, bei W. Engelmann), auch in den „Versuchen und Beobachtungen“ („Mitteilungen“ des Naturwissenschaftl. Vereins für Steiermark, Jahrg. 1904, 41. Heft) finden, wo ich auch von der Kulturmethode eine mehr ins Einzelne gehende Rechenschaft gegeben habe.

Große Vorsicht und Sorgfalt erforderten diejenigen Anbaue, wo es sich um nahe verwandte Versuchsobjekte handelt, nicht nur wegen einer möglichen Verwechslung, sondern auch darum, weil auf die Möglichkeit einer Hybridisation Rücksicht zu nehmen war; wo aber Wandlungen an einem und demselben Pflanzenstocke eintraten, hatte dieser Umstand nur dann eine wohl zu berücksichtigende Bedeutung, wenn die Samen davon für eine weitere Kultur bestimmt waren.

Viele Kulturplätze sind im Laufe der 20 Jahre durch Straßenregulierung, Abtrieb von Waldungen, Anlage neuer Wege und Felder,

durch Bauten usw. eingegangen; das hätte dem Erfolg der langjährigen Bemühungen leicht einen wesentlichen Abbruch getan, wenn ich nicht die Vorsicht gebraucht hätte, den Anbau mit dem gleichnamigen Objekte an mehreren Plätzen zu bewerkstelligen. Ganz intakt sind aber jene Kulturen geblieben, welche ich an unproduktiven Stellen im Bereiche des Waldes, wie auch diejenigen, welche ich an schwer zugänglichen Plätzen angebracht habe.

Folgerungen, Erkenntnisse.

1. Wenn man die einzelnen Kulturversuche und deren Ergebnisse überblickt, so kann die mehrfach sich wiederholende Tatsache einem nicht entgehen, daß sich die Mutationen im Ganzen in sehr engen Grenzen halten: nicht eine einzige geht über den Umfang einer Spezies hinaus, ja manche bleiben in den Grenzen einer engeren Formengruppe innerhalb einer und derselben Spezies. Zudem erstrecken sich die Mutationen in der Mehrzahl der Fälle nur auf den vegetativen Organkomplex; nur bei Knautia drymeja haben schließlich auch die Blütenköpfchen mutiert, doch zu einer Zeit, wo in den Blättern und Innovationsverhältnissen der Drymeja-Charakter bereits stabilisiert war: man kann darum immerhin sagen, daß die Charaktere der beiden Organkomplexe unabhängig von einander variieren.

Das zeigt sich in besonders auffallender Weise bei den Rassen des gemeinen Kohls, Brassica oleracea, deren Stöcke sicher von einem ursprünglichen Wildling abstammen, aber infolge der Kultur die merkwürdigsten Differenzen an den vegetativen Organen erfahren haben; erzeugt nicht dennoch der wunderliche Karfiol genau solche Blüten und Früchte wie jede andere Kohlsorte? Und dazu sind auch diese seit undenklichen Zeiten dem Menschen als Nahrung dienenden Kohlsorten erblich. Umgekehrt erzielen die Gärtner oft bei ein und derselben Spezies sehr divergente Variation der Blüte, ohne daß die Blattform oder das Habitus der Pflanze irgendwie beeinflußt würden.

Auch durch Anpassungen der Blüten (Blumen) an die Bedürfnisse der Insekten sind gewiß schon sehr bedeutende Abänderungen der Korolle bewirkt worden, und dieser Gestaltungsprozeß dürfte noch lange nicht seinen Abschluß gefunden haben.

2. Am weitesten gehen die Metamorphosen und Mutationen bei Knautien, besonders bei Kn. arvensis, welche die Vorkommensverhältnisse, unter denen Kn. drymeja gedeiht, weder als Individuum, noch als Typus verträgt, denn man sieht sie unter solchen Umständen entweder allmählich zugrunde gehen, oder, wenn die Versuchs-Individuen

lebenskräftig genug sind, dauernd durch Metamorphosen ihre spezifischen Charaktere abändern, in einzelnen Fällen sogar in der Richtung der Kn. drymeja mutieren.

Aber mit dieser letzteren verhält es sich umgekehrt, denn auf die Wiese zwischen Kn. arvensis versetzt, bleibt sie konstant: jahraus-jahrein fand ich sie wunderbar prosperierend, aber sie behauptet ihre spezifischen Charaktere hartnäckig; die Mutationen der Kn. arvensis sind demnach nicht rückläufig. Ich halte es darum für sehr wahrscheinlich, daß Kn. drymeja eine verhältnismäßig noch junge, eine werdende Art ist, weil der phyletische Nexus, der sie mit ersterer verbindet, gegenwärtig noch fortbesteht; sie wird, so denke ich, einmal nach langer Zeit, eine ausgestaltet und selbständig gewordene Art werden. wenn dieser Nexus nicht mehr bestehen, d. h. wenn Kn. arvensis nicht mehr im Sinne der Kn. drymeja mutieren wird.

3. Hinsichtlich der gemeinen Wiesen-Leucanthemum denke ich auch nicht anders: der gesamte Formenkomplex scheint aus wenigstens zwei im Werden begriffenen, daher unfertigen Arten zu bestehen; von dem sehr energischen Aufstreben derselben gibt ihre außerordentliche Verbreitungsfähigkeit auf dem ihnen zusagenden produktiven Boden ein deutlich sprechendes Zeugnis, denn sie nehmen meist das ganze Wiesenland ein; auf Kunstwiesen, wie z. B. im Salzburgischen, sieht man im Vorsommer zur Blütezeit sehr große Flächen weiß von den offenen Anthodien der Wiesen-Wucherblume. Die anderen zwei Leucanthemum-Arten, bezw. „Formen" okkupieren nirgends so geschlossen Areale.

Auch hier sind die auf das Wiesen-Leucanthemum gerichteten Mutationen, wie oben gezeigt wurde, nicht rückläufig. Die Generationen der nicht mutationsfähigen Individuen werden im Laufe der Zeiten voraussichtlich ihre Lebensenergie, damit auch ihr Anpassungs-Vermögen, verlieren und in ihrem Vorkommen mehr und mehr auf einzelne zersprengte Areale beschränkt sein.

Die Kulturversuche, wie sie nach den obigen Andeutungen betrieben werden, lehren also, daß zwischen der Lebensenergie, der Anpassungs- und Mutationsfähigkeit der Individuen ein auf Gegenseitigkeit — Korrelation — beruhender Zusammenhang besteht: nur die lebenskräftigsten passen sich den neuen Lebensverhältnissen an, und auch nur diese mutieren, ein Ergebnis, das auch mit den Erfahrungen von de Vries übereinstimmt (Papaver somniferum polycephalum!). Die Nichtmutanten sind es, die bei meinen Aussaaten nicht aufgekommen sind, die Nichtmutanten sind es auch, die, wo es sich um versetzte Objekte handelt, früher oder später eingehen, die überlebenden aber

sind sämtlich Mutanten, wenn auch nicht alle gleich variieren, sondern erst in den aus Samen gezogenen späteren Generationen.

4. In der Phytographie ist in neuerer Zeit oft von phyletischen Ableitungen die Rede, da trägt man kein Bedenken, von Stamm-, Parallel- und Übergangsformen zu sprechen und sie in den Kalkül einzubeziehen, aber in erkenntnis-theoretischer Hinsicht sind die Systematiker in keiner anderen Lage als ein Mineralog, der es mit einer isomorphen Substanz zu tun hat. Calzit, Magnesit, Siderit, Dolomit, Ankerit, Rhodochrosit sind auch formverwandt, alle sechs lassen sich von einem gemeinsamen Grundtypus ableiten, dieser bildet durch seinen Kristallisations-Modus, seine Molekular-Struktur und chemische Zusammensetzung gewiß eine natürliche Einheit, ausdrückbar durch die Formel CMO_3, worin M ein Atom von Ca, Mg, Fe oder Mn bedeutet. Die Ableitung der untergeordneten Arten geschieht im formalen Sinne durch Substitution und Kombination der Metallatome, die in mannigfacher Weise vikarierend eintreten können. Mithin sind die genannten Minerale unter — und zu einander Parallelformen eines gemeinsamen Urtypus; weil aber dabei von einer Deszendenz im realen Sinne nicht die Rede sein kann, denn dieser Urtypus ist nur ein gedachter oder idealer, so gilt das auch von den davon abgeleiteten Parallel-Formen oder Arten und deren Übergangsformen.

Nun aber gibt es bei den Pflanzen eine genealogische Deszendenz, denkbar ist daher für einen gegenwärtig bestehenden Typus auch eine wirkliche genealogische Stammform, für einzelne Fälle hat das sogar einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich, aber für manche andere Fälle muß von einer solchen Stammform ganz abgesehen werden; denn es ist so viel wie erwiesen, daß z. B. die Waldbuche, Fagus silvatica, auf keine bestimmte vorweltliche Buchenart zurückgeführt werden kann: der Weg, auf dem die Natur das hervorgebracht hat, was wir gegenwärtig F. silvatica nennen, ist ein ganz eigentümlicher und unerwarteter[1]).

5. Ob nun die Behandlung einer Pflanzengruppe vom rein systematischen oder vom phylogenetischen Standpunkt in Angriff genommen wird, stets bauen wir auf den unvermeidlichen Artbegriff, der gewissermaßen einer apriorischen Denkform gleichkommt, aber wegen seiner Doppelnatur in der Anwendung dem Systematiker wie dem Phylogenetiker die größte Schwierigkeit bereitet, denn er entspringt sicher aus zwei grundverschiedenen Vorstellungen, die meist nur schwer

1) Die Begründung wird man in den „Ansichten und Gesprächen", pag. 151—172, finden.

auseinander zu halten sind; ist ja die eine konkret, die andere abstrakt. Wir können uns nämlich eine Art in keinem Falle denken, ohne daß wir bestimmte Individuen vor Augen haben, an denen eine bestimmte und durchgehends übereinstimmende Gestaltung ausgeprägt ist, aber nach dem üblichen Sprachgebrauch, der so oft eine Quelle des Irrtums ist, schieben wir nicht bald die eine, bald die andere Seite des Artbegriffs vor, je nachdem es der momentane Fall erfordert, sondern gebrauchen das Wort „Art", als ob es sich um einen einfachen Begriff handeln würde, es dem Leser oder Hörer überlassend, sich das Richtige zu denken.

„Art" für Individuum und umgekehrt, Typus für Art und umkehrt, das sind leider sehr übliche Vertauschungen. Oft hört oder liest man etwas wie: „die Art (so und so) kommt dort nicht gut fort", wo zu sagen wäre: „die Individuen oder Stöcke (von einem bestimmten Charakter) gedeihen dort nicht". Ein anderes Mal ist von einer „Artumwandlung" die Rede, aber gemeint ist in diesem Falle nur ein Wechsel der diagnostischen Merkmale an einzelnen Individuen usw.

Wieviel Mißverständnisse und unrichtige Deduktionen hat nicht schon dieser versteckte Dualismus des Artbegriffs verschuldet! Wie sehr es darauf ankommt, daß man sich mit voller Klarheit dessen bewußt sei, kann man schon daraus ersehen, daß eine Art nicht nur dadurch erlöschen kann, daß alle ihre Individuen durch Ausrottung, oder infolge gründlich veränderter Lebensverhältnisse verschwinden, sondern auch dadurch, das sich der Typus, d. i. die Gestaltungsform an denselben in den aufeinander folgenden Generationen verändert, wobei die Kontinuität der Generationen fortbestehen kann.

6. Ein anderer Grund für die außerordentliche Schwierigkeit, welche die Anwendung des Artbegriffs so oft mit sich bringt, ist von leichter einzusehender Natur: er besteht darin, daß dieser nur dann einen Sinn hat, richtiger gesagt, nur dann möglich ist, wenn es sich um Gebilde handelt, welche in der Natur als ausgestaltet angenommen werden können; auf die Phasen des Werdens — und gerade diese bilden den Hauptgegenstand der Phylogenie — paßt er nicht, während in der Natur die Formbildungen bei vielen Gattungen und Arten noch keineswegs zum Abschluß gekommen sind.

Wenn daher in solchen Fällen die einzelnen Phasen nach Linnéschem Usus binär bezeichnet werden, so ist das nur ein praktisches Auskunftsmittel, allerdings schwer zu vermeiden, da man sonst einen sehr komplizierten Apparat von Über- und Unterordnungen in Anwendung bringen müßte.

7. Soll ein Begriff einen unantastbaren Wert haben, so muß er derart eingeengt sein, daß er einen durchaus konkreten Inhalt erhält. Das gilt besonders von dem, was wir mit dem Worte Entwicklung bezeichnen, die in der Biologie eine so große Rolle spielt. Im engeren Sinne bedeutet Entwicklung das Hervorgehen eines Organs, eines Organteiles, auch eines ganzen Individuums aus einer gegebenen erblichen Anlage. Diese gibt sich auf der Anfangsstufe als etwas Körperliches, Sichtbares zu erkennen; ist aber einmal die Anlage da, so folgt unter normalen Verhältnissen mit Naturnotwendigkeit die Entwicklung, welche bekanntlich in einer Volumzunahme, verbunden mit inneren sukzessiven Bildungsvorgängen, besteht.

Die augenfälligsten dieser Bildungsvorgänge vermögen wir Schritt für Schritt zu verfolgen, und uns so ein menschlich-mögliches Bild von dem gesamten Prozesse zu verschaffen, aber gerade das, was wir vor allem so gern kennen möchten, — es ist der Urgrund der allerersten Anlage — bleibt uns verborgen. Es ist nicht viel, was wir beim Verfolgen eines Entwicklungsvorganges nach der kausalen Seite hin erfahren, aber auch in der Einsicht, wie das und jenes geschieht oder zustande kommt, finden wir einstweilen eine Befriedigung und soweit wenigstens hat es die Biologie, besonders in ihrem physiologischen, die Prinzipien der Zweckmäßigkeit und der Anpassung vorsichtig heranziehenden Zweige seit der Entdeckung der Zelle gebracht.

8. Dagegen wird der Forscher, wenn er das Hauptmoment des Entwicklungsbegriffs, wonach man von gegebenen erblichen Anlagen ausgehen muß, übersieht, unausweichlich eine Beute von Illusionen, welche für den betreffenden Zweig der Wissenschaft, eine Zeitlang wenigstens, fatal werden können; denn auf den erweiterten, verwässerten Entwicklungsbegriff (es ist meist kein Begriff!) läßt sich alles denkbare konstruieren, nur nichts solches, was einen wissenschaftlichen, realen Wert hätte.

So entstanden und entstehen auf diesem Boden, leider, noch immer die kühnsten Entwicklungstheorien und Stammbäume, die, wenn sie mit schönen Phrasen aufgeputzt sind, bezaubernd wirken auf alle diejenigen, welche auf die billigste Weise ihre Wißbegierde befriedigen möchten, ernüchternd hingegen auf ihre Urheber, wenn sie später zu besserer Einsicht gelangen.

Oder sollte es wahr sein, daß die Menschheit die Naturerkenntnisse nur aus der Hand des Dichters empfangen will?

„Immer wird der Mensch, — auch der unterrichtetste macht hierin keine Ausnahme — das am leichtesten und am liebsten für wahr

halten, was dem Verständnisse die geringste Schwierigkeit bietet. Es wird aber und muß eine Zeit kommen, wo man einsehen wird, daß Vieles, in solchen Dingen schon gar, nicht so ist, wie man es am leichtesten begreifen könnte, während es der Eigenart des menschlichen Begriffs- und Fassungsvermögens einstweilen versagt ist, den wirklichen, realen Sachverhalt zu verstehen. Nur die Tatsachen an und für sich behalten unter allen Umständen unerschütterlich ihren unantastbaren Wert: ihnen muß der menschliche Intellekt sich unterordnen und anpassen“ [1]).

Der Einfluß des Bodens auf die Blütenfüllung der Tulpen.

Von **Karl Ortlepp** in Gotha.

Seit fünf Jahren bin ich mit Vorarbeiten zu einer monographischen Bearbeitung der Füllungserscheinungen bei Tulpenblüten beschäftigt. Im Laufe dieser Zeit stellte ich verschiedene Kulturversuche an, um zu ergründen, ob die Tochterzwiebeln die gleiche Füllungsstärke wie die Mutterzwiebeln zeigen oder inwieweit sie von diesen abweichen, ob eine Einwirkung der angewandten Kulturmethode zu bemerken ist und in welcher Weise diese sich geltend macht. Die erste Anregung zu meinen Arbeiten über die Tulpenfüllung erhielt ich durch Prof. Goebel in München, der mir riet, meine früheren vereinzelten Beobachtungen über Tulpenfüllung fortzuführen und zu einer Monographie der Füllungserscheinungen bei Tulpen zu erweitern.

Da bis zum Abschlusse der Monographie noch längere Zeit vergehen wird, entschloß ich mich, die Resultate meiner bisherigen Kulturversuche, welche immerhin schon manchen Einblick in die Ursachen der Füllung gewähren, vorläufig im nachstehenden zu publizieren.

Leider konnte ich von den im Frühjahre 1903 aus Overveen bezogenen und genau auf ihre Füllungsweise untersuchten Tulpen, die meisten erst von 1904, manche auch erst von 1905 an nach nochmaliger Untersuchung zum Vergleiche heranziehen, weil die zur

---

1) „Monophyletisch oder polyphyletisch?“, pag. 137. Mitteilungen des Naturwissensch. Vereins für Steiermark, Jahrg. 1905, Heft 41. Auch auf den Artikel: „Ideales und Reales aus der Morphologie“, ibidem Jahrg. 1906, Heft 42, wäre Bedacht zu nehmen, weil da Mehreres über dieses Thema zu finden ist.

Numerierung verwendete Tinte dazu ungeeignet war (was ich leider zu spät merkte), indem sie so verblaßte, daß sich auf den im Herbste 1903 zu den Zwiebeln gesteckten Etiketten im Frühjahre 1904 bei vielen die Nummern nicht mehr erkennen ließen. Diese Tulpen wurden 1904 während der Blüte von neuem numeriert. Da ich 1904 aus Mangel an Zeit nicht alle untersuchen konnte, numerierte ich die untersuchten und die nicht untersuchten von 1 an und setzte die Nummer der letzten, die erst 1905 von neuem beschrieben wurden, in Parenthese, z. B. (8).

Natürlich können für die vorliegende Veröffentlichung nur die Tulpen in Frage kommen, welche während des Versuches mehrmals, mindestens aber zweimal zur Blüte gelangten und untersucht werden konnten, also einen Vergleich ermöglichten. Die anderen Versuche teile ich später, wenn die betreffenden Tulpen auch mehrmals geblüht haben, mit. Viele gefüllte Tulpensorten blühen nämlich nicht jedes Jahr, besonders setzen sie in schlechtem und schwerem Boden, wie ich ihn doch zum Vergleiche auch benutzen mußte, sowie endlich, wenn sie im Sommer in der Erde gelassen werden, was des Versuchs halber ebenfalls geschehen mußte, oft ein Jahr, manchmal auch länger mit Blühen aus. Bisweilen leiden auch die Blüten durch ungünstige Witterung, so daß sie verkrüppeln. Sie werden, wenn infolge solch widriger Einflüsse ihre Entfaltung stockt, dann noch häufig von Nacktschnecken und anderen Schädlingen so stark angefressen, daß eine Feststellung der einzelnen Blütenteile unmöglich ist.

So waren gerade in diesem Jahre (1907) bei mehreren für den Vergleich besonders wichtigen Tulpen, die Knospen derart verkrüppelt und von Tieren zerfressen, daß sich die einzelnen Teile nicht mehr erkennen und zählen ließen. Dazu kommt noch, daß infolge des harten Winters mehrere Tulpenzwiebeln trotz sorgfältiger Bedeckung erfroren sind oder durch Tiere vernichtet wurden.

In vorliegender Arbeit führe ich die Tulpen unter den Nummern auf, die sie bei meinen Versuchen tragen, um Verwechslungen bei der Fortführung der Versuche zu vermeiden. Ein Vergleich der Füllung zwischen zwei in demselben Jahre in einer Mutterzwiebel ausgereiften Tochterzwiebeln untereinander ist leider nur selten möglich, da viele Tulpenzwiebeln nur je eine neue Zwiebel enthalten, und wenn mehr als eine vorhanden ist, die zweite, und bisweilen vorkommende dritte, — sowie auch etwa außen an der Mutterzwiebel sitzenden Brutzwiebeln so klein sind, daß sie im nächsten Jahre nicht blühen, sondern nur ein Blatt treiben.

Um einige Anhaltspunkte zu gewinnen, in welcher Richtung sich meine Versuche am besten zu bewegen hätten, frug ich 1902 die Züchter, von denen ich die gefüllten Tulpen bezog, nach ihren Erfahrungen und Kulturmethoden, erhielt aber leider keine Antwort. Jedenfalls fürchteten sie, daß die Konkurrenz von ihren Methoden erfahren und sich diese zunutze machen könnte.

Ich mußte also zunächst durch meine Versuche feststellen, ob überhaupt den Kulturmethoden, im besonderen den verschiedenen Bodenarten ein Einfluß auf die Füllung der Tulpenblüten zukommt und schon bei geringeren physikalischen und chemischen Verschiedenheiten der Erde eine Schwankung in der Füllungsstärke zu bemerken ist. Ich arbeitete deshalb anfänglich hauptsächlich mit ganz einfachen Kulturmethoden, indem die Tulpen auf Beete im freien Lande, deren Erde von verschiedener Nährkraft und physikalischer Beschaffenheit war, gepflanzt wurden. Erst später nahm ich, zunächst nur in geringerem Umfange, Versuche mit Topfkultur und künstlicher Düngung vor. Die Erde im Garten ist schwerer Lehmboden, sehr bündig, der da, wo er selten gelockert wird, schwer zu bearbeiten ist, die Nässe sehr lange anhält, aber durch häufiges Umgraben und Kompostdüngung zu einem guten, nährstoffreichen, mittelschweren Boden wird.

Die von mir benutzten Beete in diesem Garten will ich hier nach der Beschaffenheit, die ihre Erde durch Umgraben und Düngen, oder vorangegangene Pflanzung allmählich bis zum Beginn meiner Tulpen-Versuche erhalten hat, kurz charakterisieren und um Wiederholungen zu vermeiden mit Buchstaben bezeichnen, unter welchen die Beete bei den Tulpen genannt sind.

Beet A. Mittelschwere Erde von sehr guter Nährkraft, da fast jährlich mit Kompost gedüngt. Knollenbegonien gediehen darauf sehr gut.

Beet B. Schwere Erde, die aber nicht von klosiger Beschaffenheit ist, mit mittelguter Nährkraft, da nur selten Kompost untergegraben wurde.

Beet C[1]). Schwere Erde 1—2 mal jährlich, aber nur oberflächlich gelockert, die keinen Kompost erhalten hat.

Beet D[1]). Schwere Erde nur 1 mal im Jahre oberflächlich gelockert und nur öfter Ruß und etwas leichte Erde darauf getan, das

---

1) Bei Beet C und D ist die obere Erdschicht durch jahrelanges Eingraben von Fichtennadeln etwas gelockert und trockner als bei E und F.

Beet wird aber durch Schößlinge benachbarter Sträucher etwas ausgesogen und steht deshalb nicht in guter Nährkraft.

Beet E. Schwere, sehr feuchte Erde, die durch vorangegangene Kultur nährstoffarm und dann im Frühjahre 1903 nur mit kalkarmer Komposterde gedüngt worden war, so daß 1903 vor der Tulpenkultur Fuchsien nicht gediehen, sondern ein dürftiges Aussehen zeigten.

Beet F. Schwere, feuchte Erde noch sehr mit Wurzelresten verwilderter Rosen, die früher darauf standen, durchsetzt. Pelargonien, die im Sommer 1903 hier ausgepflanzt waren, sahen krank aus.

Ich brachte auf Beet A im Herbst 1904 eine 20 cm hohe Schicht Komposterde und 1 Pfd. Ätzkalk und grub beides unter. 1906 wurde im Herbst wieder, aber nur eine 4 cm hohe Schicht und zwar weniger kräftiger Komposterde daraufgetan und eingegraben.

Die Beete C und D erhielten im Mai 1904, während der Blüte, Kohlenasche, die ich im Laufe des Winters 1903—1904 aus einem bestimmten Ofen auf einem Haufen im Freien gesammelt hatte, also ihre Zusammensetzung nach dem darin verbrannten Material ungefähr beurteilen konnte. Danach bestand diese Asche aus $^3/_4$ Braunkohlen- und $^1/_4$ Steinkohlenasche und unbedeutenden, nur vom Anzünden herrührenden Beimengungen von Holzasche, und war, da erst im Winter vorher gesammelt, ziemlich frisch. Ich verteilte die Asche auf der Oberfläche beider Beete 5 cm hoch und vermischte sie dann fast spatenstichtief mit dem Boden. Die Zwiebeln blieben alle mit Ausnahme von IIa, während der Ruheperiode in der Erde. 1906 wandte ich abermals Kohlenasche an, die aber über ein Jahr gelagert hatte, also nicht mehr so scharf war, sie wurde zwar im April ausgestreut, aber erst im Juli z. T. untergegraben. Diesmal wurde aber nur Beet C ganz damit bestreut, von Beet D dagegen nur ein Teil, das durch Bretter abgetrennte Stück, auf dem X und XVII standen, bekam nichts. Auch wurde die Asche auf diesem Beete gar nicht, und auf dem Beete C erst dann untergegraben, nachdem die Pflanzen abgewelkt und die neuen Zwiebeln ausgereift waren. Ich nahm die Zwiebeln vor diesem Umgraben des Beetes heraus und setzte die Tochterzwiebeln dann gleich wieder ein.

Aus Beet F. entfernte ich im Herbst 1905, vorm Einsetzen der Zwiebeln, die noch bis dahin in der Erde befindlichen Rosenwurzeln, was nebst der damit verbundenen gründlichen Lockerung den Boden in physikalischer Hinsicht etwas verbesserte. Eine Düngung bekam dieses Beet jedoch nicht.

Da es sich in der vorliegenden Abhandlung nur um einen Vergleich in der Füllung, und ob diese ab- oder zunahm, handelt, brauchen nicht alle Änderungen in der Blüte angegeben zu werden, es genügt vielmehr, wenn nur die für die Stärke der Blütenfüllung in Betracht kommenden Blütenteile angegeben werden. Es sind dies die Petala, die in fast allen gefüllten Tulpenblüten vorhandenen Übergangsgebilde zwischen den Stamina und Petalen, die bisweilen vorkommenden Übergangsformen von Carpellen zu Petalen und die Zahl der Stamina. Ich habe es nun im folgenden so eingerichtet, daß die überzähligen Petala zu den normalerweise bei der ungefüllten Blüte vorhandenen 6 hinzugezählt und alle mit p bezeichnet werden. Heißt es also beispielsweise 8 p, so wird damit ausgedrückt, daß die betreffende Tulpe 2 überzählige Petala besitzt. Die Übergangsgebilde, d. h. die petaloid ausgewachsenen Stamina oder Carpelle werden mit μ bezeichnet und um zugleich anzudeuten, ob die genannten Blütenteile beiderseitig oder nur einseitig petaloid ausgewachsen sind, im ersten Falle ⊤, im zweiten ⌜ dahintergesetzt; $2\,\mu$ ⊤ heißt also, daß zwei beiderseitig, $2\,\mu$⌜, daß zwei einseitig petaloid entwickelte Übergangsgebilde in der Blüte sind. Wenn solche Übergangsgebilde alle oder zum Teil dem Anscheine nach aus Fruchtblättern hervorgegangen sind, so wird dies durch ein in Parenthese dahinter gesetztes carp., z. B. $4\,\mu$ ⊤ (carp.) oder $4\,\mu$ ⊤ (2 carp.) angedeutet und heißt, daß im ersten Falle alle 4, im letzten nur 2 aus Carpellen entstanden waren.

Bei den Stamina hielt ich es für notwendig, auch die mit dem Fruchtknoten ganz verwachsenen, sowie die fadenförmig verkümmerten anzugeben, da diese öfter im nächsten Jahre wieder als freie resp. normale erscheinen oder freie resp. normale im folgenden Jahre fadenförmig verkümmert oder fast bis zur Unkenntlichkeit mit dem Fruchtknoten verwachsen sein können. 5 st (3 verkümmert) heißt, daß von den 5 Stamina nur 2 normal und bei 3 die Anthere mehr oder weniger kümmerlich entwickelt ist. 5 st (3 angew.) bedeutet, daß 2 normal und 3 an den Fruchtknoten oder freie Carpelle, in Ausnahmefällen auch Übergangsgebilde angewachsen sind. 8 st (3 verk., 2 angew.) drückt aus, daß 3 Stamina normal, 3 verkümmert und 2 angewachsen sind.

Meine Versuche ergaben bisher, daß die Art der Kultur, im besonderen aber die Bodenbeschaffenheit einen wesentlichen Einfluß auf Zu- oder Abnahme der Blütenfüllung bei den Tulpen ausübt.

So fand fast stets eine Zunahme in der Füllung der Tulpen statt, wenn die Mutterzwiebeln in dem guten Boden von Beet A., dessen

Erde 1904, wie oben angegeben, noch bedeutend verbessert wurde, gestanden hatten, wie man aus den nachstehenden Beispielen ersieht.

Nr. 21.

1904 Beet A. 9 p; 3 μ ⌐; 8 st.
1905 „ A. 11 p; 1 μ ⌐; 5 st.

Nr. (3).

1904 Beet A.
1905 „ A. 9 p; 1 μ ⊤; 3 μ ⌐; 2 st.
1906 „ A. 12 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌐; 4 st.

Nr. (10).

1904 Beet A.
1905 „ A. 8 p; 3 μ ⊤; 3 μ ⌐; 5 st. (1 angew.).
1906 „ A. 12 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌐; 4 st.

Einige Tulpen (Nr. 8, 4 und 20) zeigten in dem einen Jahre, trotzdem sie 1904 auf dem Beete A gestanden hatten, einen Stillstand resp. Rückgang in der Füllung, diese nahm aber 1906, bei Nr. 8 auch 1907, nachdem die im Herbst 1904 erfolgte Komposterde- und Kalk-Düngung auf die Zwiebeln 1905 eingewirkt hatte, wieder zu, was aus folgendem ersichtlich ist.

Nr. 8.

1904 Beet A. 9 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌐; 6 st.
1905 „ A. 9 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌐; 8 st.
1906 „ A. 10 p; 3 μ ⌐; 7 st. (2 verk.)
1907 „ A. 13 p; 2 μ ⊤; 3 st. (1 verk.).

Nr. 4.

1904 Beet A. 9 p; 1 μ ⊤; 3 μ ⌐; 6 st.
1905 „ A. 9 p; 3 μ ⌐; 5 st.
1906 „ A. 13 p; 1 μ ⊤; 1 μ ⌐; 4 st.
1907 „ A. Knospe verkrüppelt und zerfressen.

Nr. 20.

1904 Beet A. 11 p; 1 μ ⌐; 4 st.
1905 „ A. 8 p; 3 μ ⌐; 5 st.
1906 „ A. 9 p; 5 μ ⌐; 4 st.
1907 12 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌐; 4 st. (getrieben in 3 Teilen Torfmull, 1 Teil Sand u. 3 g Voßschem Nährsalz Nr. 4).

Es gelang mir ferner, durch reichliche Düngung mit Kohlenasche eine wesentliche Zunahme der Füllung zu erreichen. Die Beschaffenheit der dazu verwendeten Asche habe ich oben angegeben. Es ergibt sich aus den Beispielen, daß nur die Aschedüngung 1904 einen Erfolg

erkennen läßt, was erstens davon herrühren kann, daß 1904 die Asche sofort und nicht erst nach Eintritt der Ruheperiode untergegraben wurde, so daß sie noch auf die Pflanzen 1904 einwirkte, zweitens dürfte aber auch die weniger abgelagerte Asche mehr zur Bodenlockerung, Aufschließung und Drainierung beigetragen haben.

Die günstige Wirkung der Kohlenaschedüngung von 1904 wird aus den nachstehenden Beispielen klar, denn vor der Kohlenaschedüngung hatte dir Füllung abgenommen und nahm im Jahre nach der Düngung wieder zu. Später erfolgte dann abermals eine Abnahme und solche Tulpen, bei denen der Vergleich nur vor (Nr. XVII.) (Nr. IV.) der Aschedüngung stattfand, zeigten bloß Abnahme.

Nr. IIIa.

Seit Herbst 1902 ununterbrochen in der Erde	Winter 1901—2 getr. in Lauberde, Sand und pulver. Holzkohle.						
	1903	Beet C.	20 p;	6 μ ⊤;	3 μ ⌜;	2 st.	
	1904	„ C.	9 p;	1 μ ⊤;	6 μ ⌜;	2 st.	
	1905	„ C.	17 p;	2 μ ⊤;	2 μ ⌜;	5 st.	
	1906	„ C.					
	1907	„ C.	16 p;		3 μ ⌜;	3 st.	

Nr. I.

Seit Herbst 1902 ununterbrochen in der Erde	1902	Overveen.	26 p;	14 μ ⊤ (4 carp.);	8 μ ⌜;	3 st.	
	1903	Beet C.					
	1904	„ C.	15 p;	7 μ ⊤ (1 carp.);	4 μ ⌜;	1 st. (verk.)	
	1905	„ C.	17 p;	10 μ ⊤ (4 carp.);	3 μ ⌜;	6 st. (verk.)	
	1906	„ C.	17 p;	10 μ ⊤ (3 carp.);		4 st. (verk.)	

Nr. II.

Seit Herbst 1902 ununterbrochen in der Erde	1902	Overveen.	36 p;	8 μ ⊤ (2 carp.);	9 μ ⌜ (4 carp.);	1 st.	
	1903	Beet C.					
	1904	„ C.	17 p;	10 μ ⊤ (6 carp.);	3 μ ⌜;	1 st.	

Nach der Blüte im Sommer 1904 herausgenommen. Kleinere gleich wieder eingepflanzt, größere Tochterzwiebel IIa erst im Herbst eingesetzt.

Nr. IIa.

	1905	Beet C.	29 p;	5 μ ⊤;		3 μ ⌜ (1 carp.)	

Nr. X.

Seit Herbst 1902 ununterbrochen in der Erde	1903	Beet D.	9 p;	2 μ ⊤;	3 μ ⌜;	3 st.	
	1904	„ D.	7 p;		1 μ ⌜;	6 st.	
	1905	„ D.	8 p;		4 μ ⌜;	6 st.	(2 verk., 2 angew.)
	1906	„ D.	8 p;		3 μ ⌜;	5 st.	

Nr. IV.

Seit Herbst 1902 ununterbrochen in der Erde

1905 Beet C. 16 p; 1 μ ⊤; 8 μ ⌜; 7 st.
1906 „ C. 15 p; 3 μ ⊤; 6 μ ⌜; 4 st.

Nr. XVII.

Seit Herbst 1902 ununterbrochen in der Erde

Seit 1904 nicht wieder geblüht.
1903 Beet D. 14 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 4 st. (1 verk.)
1904 „ D. 11 p; 1 μ ⊤; 6 μ ⌜; 5 st. (1 verk.)

Eine Abnahme in der Füllung trat regelmäßig bei den Tulpen ein, deren Mutterzwiebeln in schlechter, besonders sehr schwerer Erde gestanden hatten.

Nr. (0).

1904 Beet B. Blüte verkrüppelt
1905 „ F. 10 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 4 st.
1906 „ F. 9 p; 2 μ ⌜; 7 st.
1907 „ A. Blüte verkrüppelt.

Nr. (1).

1904 Beet A.
1905 „ F. 9 p; 2 μ ⊤; 5 μ ⌜; 6 st.
1906 „ A. 9 p; 2 μ ⊤; 4 μ ⌜; 5 st.

Nr. (6).

1904 Beet A.
1905 „ F. 14 p; 5 μ ⊤; 6 st.
1906 „ F. 10 p; 3 μ ⊤; 4 μ ⌜; 3 st.

Nr. 10.

1904 Beet A.
1905 „ F. 10 p; 3 μ ⌜; 3 st.
1906 10 p; 1 μ ⌜; 7 st. (getrieben in $1^1/_2$ Teil Asche, $1^1/_2$ T. Heideerde und 1 T. Sand).

Nr. 3.

1904 Beet A.
1905 „ F. 9 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 1 st.
1906 9 p; 3 μ ⊤; 4 μ ⌜ (getrieben in $1^1/_2$ Teil. Lauberde, $1^1/_2$ T. Asche u. 1 Teil Sand).

Aus den Versuchen mit IIIa, I, II, X, IV und XVII ist außerdem noch zu ersehen, daß auch die Behandlung der Tulpe nach der Blüte einen Einfluß auf die Füllungsstärke der nächstjährigen Blüte aus-

übt. Läßt man nämlich die Zwiebel in der Erde, so wird die Füllung im folgenden Jahre eine Abnahme zeigen, wenn nicht durch geeignete, hier Kohlenaschedüngung, dem vorgebeugt wurde. Nimmt man dagegen die Pflanze nach dem Welken des Laubes aus der Erde, löst die Tochterzwiebel heraus und hebt sie trocken bis zum Einsetzen im Herbste auf, so wird, falls die Tulpe nicht in schlechtem Boden stand, die nächstjährige Blüte noch gerade so stark, eher stärker gefüllt sein. Diese Zunahme kann unter besonders günstigen Umständen, wie nach einer Aschedüngung, siehe IIa, sogar sehr bedeutend werden.

Es machte sich sogar dann noch ein günstiger Einfluß der trockenen Aufbewahrung geltend, wenn infolge derselben eine Generation nicht zur Entfaltung gelangte. Im Herbst 1902 konnte ich verschiedener Umstände wegen nicht alle Tulpenzwiebeln einsetzen. Im Frühjahr 1903 hatten die Zwiebeln, trotzdem sie in einem kühlen Raume aufbewahrt wurden, einige Zentimeter lang ausgetrieben. Diese Triebe welkten bald, worauf ich die Tochterzwiebeln herauslöste. Im Herbst 1903 pflanzte ich diese auf verschiedene Beete. Bei der Blüte 1904 zeigten, wie man aus der folgenden Wiedergabe meiner Versuche ersehen wird, Nr. 75, 77 und 96 eine nicht unwesentliche Zunahme in der Füllung und nur bei 87 und 76 hatte sie abgenommen, aber bei der letzten war die Abnahme ganz unbedeutend. Immerhin ist also selbst diese unnatürlich lange trockene Aufbewahrung eher von förderndem als hemmendem Einflusse auf die Füllung gewesen.

Nr. 75.

1902	Overveen.	7 p;	4 st.
1903	trocken aufbewahrt		
1904	Beet B.	9 p; 5 μ ⊤; 1 μ ⌜;	2 st. (1 verk.).

Nr. 77.

1902	Overveen.	6 p; 1 μ ⊤; 5 μ ⌜;	4 st.
1903	trocken aufbewahrt		
1904	Beet B.	8 p; 6 μ ⊤;	2 st. (1 angew.)
1905	„ F.		
1906	„ F.	8 p; 1 μ ⊤; 3 μ ⌜;	2 st.
1907	„ A.	7 p; 4 μ ⌜;	4 st.

Nr. 96.

1902	Overveen.	24 p; 4 μ ⊤; 4 μ ⌜;	4 st.
1903	trocken aufbewahrt		
1904	Beet D.	29 p; 1 μ ⊤; 1 μ ⌜;	2 st. (1 angew.).

Nr. 76.

1902 Overveen. 11 p; 2 μ ⊤; 5 μ ⌜; 6 st.
1903 trocken aufbewahrt
1904 Beet B. 10 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 5 st. (1 angew.).

Nr. 87.

1902 Overveen. 10 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 2 st.
1903 trocken aufbewahrt
1904 Beet B. 8 p; 5 μ ⊤; 3 st.

Während die ersten Beispiele in dieser Arbeit zeigen, wie bei fortgesetzter Kultur in guter Erde, Beet A, die Füllung immer mehr zu, und bei Kultur in schlechter Erde, Beet F, abnimmt, sehen wir an Nr. 77, die durch mehrere Jahre auf verschiedene Weise kultiviert wurde, dementsprechend die Füllung zu- und wieder abnehmen. Auch die folgenden auf verschiedenen Beeten kultivierten Tulpen bestätigen meine Ansicht von der Einwirkung des Bodens. Man sieht an ihnen auch, daß die Abnahme weniger groß bei Beet B und E, sondern am sichersten und größten ist nach Kultur, besonders mehrjähriger auf Beet F, dessen Erde am schlechtesten ist. Die Abnahme zeigt sich auf diesem Beete am augenfälligsten, bevor die Rosenwurzeln daraus entfernt und es dadurch verbessert wurde. Hatten dagegen die Zwiebeln vorher auf besseren Beeten gestanden (Nr. 77) und Nr. (6) 1906 so war die schädliche Einwirkung des Beetes F nicht so groß. Außerdem ist an den folgenden Beispielen auch die Einwirkung verschiedener Erdarten bei Topfkultur und mehrerer Düngesalze[1]) zu erkennen.

Nr. 11.

1904 Beet A. 9 p; 3 μ ⊤; 2 μ ⌜; 3 st.
1905 10 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 1 st. (getrieben in 4 Teilen Lauberde, 1 Teil Sand und einer Hand voll Holzkohlenpulver und 2 g Kalkstickstoff.

Nr. 28.

1904 Beet A. 13 p; 2 μ ⊤; 1 st.
1905 14 p; 2 μ ⊤; 3 st. (1 angew.) (getrieben in 2 Teilen Torfmull, 2 Teil. Lauberde, 1 Teil Sand, einer Hand voll Holzkohlenpulver, 1 g Chilisalpeter.

No. 22.

1904 Beet A. 13 p; 4 μ ⊤; 3 st. (1 angew.)
1905 „ F. 11 p; 6 μ ⊤; 3 st. (1 angew.)

1) Die Düngesalze wurden bei allen Versuchen vorm Einsetzen der Zwiebeln, der Erde in Pulverform beigemischt.

Nr. 22 a.

1906 10 p; 3 μ ⊤; 2 μ ⌜; 2 st. (1 angew.) (getrieben in $1^1/_2$ Teil. kalkreicher Kompost-, $1^1/_2$ Teil. Mistbeeterde, 1 Teil Sand und $6^3/_4$ g Thomasmehl.

Nr. 22 b.

1906 Beet D. 11 p; 3 μ ⊤; 3 μ ⌜; 1 st.

Nr. 30.

1903 Overveen. 9 p; 3 μ ⌜; 5 st.
1904 Beet A. 8 p; 3 μ ⊤; 3 μ ⌜; 2 st.
1905 8 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌜; 4 st. (getrieben in 1 Teil kalkreicher Kompost-, 1 Teil Lauberde, 1 Teil Sand und $^1/_6$ Teil Holzkohlenpulver.

Nr. 32.

1904 Beet E. Blüte zerfressen.
1905 „ A. 12 p; 3 μ ⊤; 8 μ ⌜; 4 st. (2 zu Faden verk.)
1906 15 p; 1 μ ⊤; 4 μ ⌜; 6 st. (getrieben in 3 Teilen Lauberde und 1 Teil Sand.

Nr. 55.

1904 Beet E. 8 p; 4 μ ⌜; 3 st.
1905 „ F. 9 p; 2 μ ⌜; 9 st.

Nr. 13 (alt numeriert).

1903 Overveen. Blüte stark verschimmelt, deshalb nicht untersuchen können.
1904 Beet A. 10 p; 5 μ ⊤; 1 μ ⌜; 1 st. (angew.)
1905 13 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌜; 2 st. (1 angew.) (getrieben in Heide- und Lauberde mit Sand, 1 g Chilisalpeter.
1906 8 p; 3 μ ⊤; 2 μ ⌜ (getrieb. in 1 Teil Komposterde, 1 Teil Lauberde, 1 Teil Sand u. 5 g Kalkstickstoff.

Nr. (4).

1904 Beet A.
1905 „ A. 10 p; 1 μ ⊤; 5 μ ⌜; 5 st.
1906 10 p; 6 μ ⌜; 5 st. (getrieben in $1^1/_2$ Teilen kalkreicher Kompost-, $1^1/_2$ Teilen Mistbeeterde und 1 Teil Sand.

Nr. (8).

1904 Beet A.
1905 „ F. 13 p; 1 μ ⊤; 5 μ ⌜; 6 st. (1 angew.)
1906 „ F. 13 p; 1 μ ⊤; 5 μ ⌜; 1 st.

Nr. 80.

1902 Overveen. 16 p; 2 μ ⊤; 9 μ ⌜; 5 st.
1903 trocken aufbewahrt.
1904 Beet A.
1905 „ F. 18 p; 2 μ ⊤; 4 μ ⌜; 5 st.

Nr. 83.

1902 Overveen. 18 p; 1 μ ⊤; 4 μ ⌜; 7 st.
1903 trocken aufbewahrt.
1904 Beet B. Blüte verkrüppelt.
1905 „ A. 11 p; 1 μ ⊤; 6 μ ⌜; 4 st.

Nr. 97 e.

1902 Overveen. 8 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 3 st.
1903 trocken aufbewahrt.
1904 Beet E.
1905 „ F. 11 p; 6 μ ⌜; 6 st.

Nr. 97 e, a.

1906 11 p; 1 μ ⌜; 7 st. (getrieben in 3 Teilen kalkreicher Komposterde, 1 Teil Torfmull, 1 Teil Sand, 5 g Wag. Nährsalz.

Nr. 97 c.

1902 Overveen. 8 p; 5 μ ⊤; 2 μ ⌜; 3 st.
1903 trocken aufbewahrt.
1904 Beet A.
1905 „ F.
1906 „ A. 7 p; 1 μ ⊤; 3 μ ⌜; 5 st.

Im folgenden gebe ich eine Reihe Versuche wieder, in denen es sich nur um Veränderungen handelt, welche die aus Overveen blühend bezogenen Tulpen im ersten Jahre ihrer Kultur bei mir zeigten. Mit Ausnahme der beiden ersten Beispiele von früher eingeführten waren folgende Tulpen 1906 zu gleicher Zeit aus Holland bezogen, hatten also alle dieselbe Vorkultur und wurden dann im Herbst 1906 in verschiedene Beete und in Töpfe mit besonderen Erdmischungen und Düngungen gepflanzt. Dabei zeigte sich, daß die aus Overveen stammenden Zwiebeln im nächsten Jahre meist zur Zunahme in der Füllung neigen, was jedenfalls auf den günstigen Einfluß der offenbar sehr lockeren, guten Erde zurückzuführen ist.

Nr. 42.

1903 Overveen. 9 p; 2 μ ⌜; 7 st.
1904 Beet A. 13 p; 2 μ ⊤; 6 st.

Nr. 23.

1903 Overveen. 18 p; 15 μ ⌜; 2 st.
1904 25 p (alle schmal) 3 st. (2 verk.) (getrieben auf Wasser mit 1 g Wag. Nährsalz. Zw. kaputt).

Nr. 107.

1906	Overveen.	11 p; 4 μ ⊤; 6 μ ⌜; 5 st.
1907	Beet A.	18 p; 4 μ ⊤; 5 μ ⌜; 4 st.

Nr. 113.

1906	Overveen.	20 p; 2 μ ⊤; 6 μ ⌜; 5 st.
1907	Beet A.	19 p; 9 μ ⊤; 3 μ ⌜ (carp.); 6 st.

Nr. 115.

1906	Overveen.	15 p; 6 μ ⊤; 2 μ ⌜; 6 st.
1907		16 p; 4 μ ⊤; 9 μ ⌜; 9 st. (getrieben in 3 Teilen Torfmull und 1 Teil Sand; 1 g schwefelsaures Ammoniak, 1 g schwefelsaures Kali und 1 g Superphosphat.

Nr. 116.

1906	Overveen.	9 p; 2 μ ⊤; 1 μ ⌜; 7 st.
1907		10 p; 1 μ ⊤; 3 μ ⌜; 3 st. (getrieben in 3 Teilen Torfmull, 1 Teil Sand, 1 g schwefels. Amm.).

Nr. 117.

1906	Overveen.	15 p; 2 μ ⌜; 7 st.
1907	Beet A.	14 p; 2 μ ⊤; 4 st.

Nr. 118.

1906	Overveen.	13 p; 2 μ ⌜; 7 st.
1907	Beet A.	16 p; 4 μ ⌜; 1 st.

Nr. 122.

1906	Overveen.	36 p; 4 μ ⌜; 8 st.
1907		40 p; 3 μ ⊤; 4 μ ⌜; 7 st. (getrieben in 3 Teilen Torfmull, 1 Teil Sand).

Nr. 123.

1906	Overveen.	35 p; 3 μ ⊤; 5 μ ⌜; 7 st.
1907	Beet A.	43 p; 2 μ ⊤; 2 μ ⌜; 6 st.

Nr. 125.

1906	Overveen.	34 p; 2 μ ⊤; 3 μ ⌜; 5 st.
1907	Beet A.	40 p; 7 μ ⊤; 2 μ ⌜; 11 st. (4 angew. 2 verk.).

Nr. 127.

1906	Overveen.	11 p; 2 μ ⊤; 4 μ ⌜; 4 st.
1907		8 p; 6 μ ⊤; 1 μ ⌜ (getrieben in 3 Teilen Torfmull, 1 Teil Sand und 1 g Chilisalpeter).

Nr. 130.

1906	Overveen.	10 p; 4 μ ⌜; 4 st.
1907	Beet F.	19 p; 7 μ ⊤ (Petale klein).

Nr. 134.

1906 Overveen. 12 p; 2 μ ⊤; 4 μ ⌜; 4 st.
1907 8 p; 5 μ ⊤; 11 μ ⌜; 6 st. (getrieben in 3 Teilen Rasenerde, 1 Teil Sand u. etwas Holzkohlenpulver).

Nr. 136.

1906 Overveen. 15 p; 6 μ ⊤; 4 μ ⌜; 3 st.
1907 15 p; 4 μ ⊤; 4 st. (getrieben in 3 Teilen Torfmull, 1 Teil Sand und 3 g Voßsches Nährsalz Nr. 4).

Aus den im vorstehenden mitgeteilten Versuchen ersieht man, daß die Stärke der Blütenfüllung bei den Tulpen vor allem davon abhängt, welche Beschaffenheit die Erde hat, in der die Tulpen kultiviert werden. Da sich der günstige oder ungünstige Einfluß erst im folgenden Jahre zeigt, muß die Erde schon auf die Mutterzwiebel in der Weise einwirken, daß die in ihr ausreifende Tochterzwiebel eine Tendenz zur Zu- oder Abnahme der Füllung erhält. Außer dieser indirekten Einwirkung, die der neuen Zwiebel gleich gewisse Qualitäten mitgibt, scheint die Beschaffenheit der Erde noch eine, wenn auch viel schwächere direkte Wirkung auf die Blütenfüllung der fertigen, austreibenden Zwiebel auszuüben. Darauf sind manche der scheinbaren Ausnahmen zurückzuführen, indem die offenbar schon vorhandene Tendenz zur Zunahme, z. B. bei Nr. (3), (10), 8, oder zur Abnahme, z. B. Nr. (0), durch gute oder durch schlechte Erde gesteigert wurde, resp. die der Zwiebel innewohnende Neigung zur Zunahme bei Nr. 22 im Jahre 1905 vor der Verbesserung des Beetes F. sich nicht entfalten konnte, weil besonders widrige Verhältnisse entgegenwirkten, so daß sogar eine Abnahme eintrat oder die Neigung zur Abnahme durch besonders gute Erde fast aufgehoben wurde, wie z. B. bei Nr. (1).

Diese direkte Wirkung auf die Füllung tritt so recht deutlich zutage bei der diesjährigen (1907) Blüte der erst im vorigen Jahre blühend aus Overveen bezogenen Tulpen, welche doch nach gleicher oder annähernd gleicher Kultur meist eine Zunahme, die auf günstige dortige Bedingungen zurückzuführen ist, zeigen, aber auch bei einzelnen eine Abnahme erkennen lassen, welche jedenfalls durch direkte Einwirkung ungünstiger Verhältnisse entstand, wie andererseits auch die Zunahme in der Füllung mancher Tulpen noch durch direkte Wirkung günstiger Umstände gesteigert wurde.

Da ich die mir zur Verfügung für meine Tulpenversuche stehenden Beete zum Vergleiche der verschiedenen Bodenwirkung und der Aschedüngung brauchte, war ich mit den Nährsalzversuchen auf Gefäßkultur angewiesen. Wenn man die Töpfe mit Tulpen aber im Keller über-

wintert [1]), so wachsen die Triebe im Dezember oder Januar schon so hoch, daß man die Tulpen, um ein Vergeilen zu verhüten, ins Zimmer bringen muß, wodurch sie getrieben werden, trotzdem man dies eigentlich nicht wollte. Um nun hier einen Ausweg zu schaffen und Nährsalzdüngung anzuwenden ohne die Tulpen zu treiben und so einen Vergleich mit durch Nährsalze gedüngten Treibtulpen einerseits und nicht mit Nährsalz gedüngten Freilandtulpen anderseits zu haben, pflanzte ich vergangenes Jahr eine Anzahl Tulpenzwiebeln in Steinkasten, die ich mit verschiedenen Düngungen versah. Nach dem Bepflanzen wurden die Kasten bis zum Rande ins Land eingesetzt, fest mit Erde umgeben und gut mit Fichtenreisig bedeckt. Trotz der guten Bedeckung gingen aber in diesem ungünstigen Winter fast alle Tulpen in den Kästen zu Grunde und die wenigen übrig gebliebenen blühten nicht. So war ich also auch dieses Mal wieder bei der Prüfung der Nährsalzwirkung nur auf die in Töpfen befindlichen, erst im Keller und dann in der Stube stehenden Tulpen beschränkt.

Der direkte Einfluß der Topferde beim Treiben auf die Stärke der Füllung läßt sich noch nicht recht übersehen, immerhin scheint aber auch hier eine leichte, lockere Erde der Füllung günstiger zu sein als eine schwere, bündige. Bei Nr. 32 in der Lauberde- und Sandmischung, war zwar die Zahl der Übergangsgebilde um 6 Stück geringer als im Jahre vorher, dafür aber die Petala um 3 vermehrt, so daß die Füllung wohl als gleichgeblieben angesehen werden kann. Trotzdem diese Tulpe also 2 Jahre vorher auf Beet E stand, hatte die Füllungsstärke nicht abgenommen. Von den beiden in Aschemischung getriebenen Tulpen, die das Jahr vorher auf Beet F und zwei Jahre früher auf Beet A standen, zeigte Nr. 10 in der Asche-Heideerde-Mischung 2 μ $\sqsubset$ weniger, Nr. 3 in der Asche-Lauberde-Mischung hatte der Zahl nach gar nicht, sondern nur insofern etwas abgenommen, als 2 μ $\top$ in 2 μ $\sqsubset$ zurückgegangen waren. In der Mischung von Torfmull, Sand und Holzkohlenpulver zeigte Nr. 122, sowohl der Zahl als auch der Entwicklung nach, — 4 p und 3 μ $\top$ mehr, eine ziemlich bedeutende Zunahme, die aber zum Teil wohl noch auf die Kultur in Overveen zurückzuführen ist, wobei man erwägen muß, daß die in Asche getriebenen das Jahr vorher in Beet F gestanden hatten.

Dagegen ergaben von den Tulpen in schwerer Erde, Nr. 30 in kalkreicher, Kompost-, Lauberde, Sand und Holzkohlenpulver eine deutliche Abnahme, obwohl sie das Jahr vorher auf Beet A gewesen, aller-

1) In Erdgruben wollte ich sie nicht überwintern, weil die Blumenzwiebeln hier leicht von Mäusen angefressen werden.

dings auch hier nur wenig Zunahme nach der Kultur in Overveen zu bemerken war. Bei Nr. 134 in Rasenerde, Sand und Holzkohlenpulver nahm die Füllung trotz der günstigen Kultur in Overveen nur der Gesamtzahl nach zu, aber die Anzahl der Petala war zurückgegangen und eine Vermehrung hatte vor allem nur in $\mu \sqcap$ stattgefunden. Bei Nr. (4), die ich in kalkreicher Kompost-,Mistbeeterde und Sand trieb war nur 1 $\mu \top$ in $\mu \sqcap$ reduziert. Hier hatten wohl teils die inneren günstigen Anlagen durch zweijährige Kultur auf Beet A, teils aber auch der Umstand, daß die Erde zur Hälfte aus lockerer, nährstoffreicher Mistbeeterde bestand, eine weitere Abnahme verhindert.

Auch über die Wirkung der verschiedenen Nährsalze kann ich noch keine bestimmten Angaben machen. Nach den oben mitgeteilten Versuchen, darf man aber wohl annehmen, daß manche künstlichen Düngemittel einen günstigen Einfluß auf die Füllung ausüben. Sie nahm bei Nr. 11, die 2 g Kalkstickstoff erhalten hatte 1 p und 2 $\mu \top$ zu, während Nr. 28 mit 1 g Chilisalpeter gedüngt nur 1 p mehr als im Jahre vorher hatte. Im Jahre 1905 hatte bei Nr. 13 (alt numeriert) (mit 1 g Chilisalpeter) die Gesamtzahl der Blattgebilde zwar nicht zugenommen aber 3 $\mu \top$ hatten sich in 3 p verwandelt, was immerhin als eine nicht unbedeutende Zunahme anzusehen ist. Nr. 127 hatte allerdings, troz Düngung mit 1 g Chilisalpeter in der Füllung abgenommen. Nr. 115 nahm bei einer Mischung aus 1 g schwefelsaurem Ammoniak, 1 g schwefelsaurem Kali und 1 g Superphosphat in der Füllung der Blüte und zwar nicht unbedeutend, zu. Nr. 116 hatte bei Dünguug mit 1 g schwefelsaurem Ammoniak 1 p mehr, denn die übrige Verschiebung 1 $\mu \top$ und 3 $\mu \sqcap$, statt 2 $\mu \top$ und 1 $\mu \sqcap$ gleicht sich aus. Voßsches Nährsalz Nr. 4 bewirkte bei Nr. 20 eine Zunahme, wogegen Nr. 136 um 2 $\mu \top$ und 4 $\mu \sqcap$ abnahm, weswegen sich hier noch kein Schluß ziehen läßt, umsoweniger als diese beiden in einem Topfe standen. Dagegen trat bei 97 e, a, die mit 5 g Wag. Nährsalz[1]) gedüngt wurde, eine bedeutende Abnahme von 5 $\mu \sqcap$ ein. Es ist aber zu berücksichtigen, daß sie in Komposterde und im Jahre vorher auf Beet F stand. Da aber auch die Füllung von Nr. 13 (alt numeriert) im Jahre 1906 bei 5 g Kalkstickstoffdüngung, trotz vorausgegangener günstiger Kultur und Zunahme sehr abnahm — für den Verlust von 5 p waren nur 1 $\mu \top$ und 1 $\mu \sqcap$ hinzugekommen, auch Nr. 22 a bei Düngung mit 6 $^3/_4$ Thomasphosphatmehl 1 p und 1 $\mu \sqcap$

1) Gemeint ist damit das von Prof. Wagner 1893 in seiner Broschüre „Die Anwendung künstlicher Düngemittel“ pag. 33 empfohlene Nährsalz.

weniger als ihre Schwesterzwiebel hatte, liegt der Schluß nahe, daß sehr starke künstliche Düngungen einen entgegengesetzten Einfluß haben als mäßige, so daß sie die Füllung vermindern, statt sie zu stärken. Dies läßt besonders der Vergleich mit der günstigen Wirkung von 2 g Kalkstickstoff wahrscheinlich erscheinen. Danach wäre wohl die geeignetste Quantität, soweit es sich bis jetzt beurteilen läßt, 2, höchstens 3 g für einen 13 cm großen Topf, denn 1 g schien nur wenig und mehr als 3 g einen ungünstigen Einfluß zu haben.

Beim Treiben auf Wasser ist ein noch viel geringeres Quantum zu verwenden, denn 1 g Wagnersches Nährsalz wirkte pro $^1/_2$ Liter-Glas schon zu stark, wie wir bei Nr. 23 sehen, deren Petala zwar an Zahl zugenommen hatten, aber alle etwas schmal waren. Diese Zunahme wurde auch durch unverhältnismäßigen Rückgang der Übergangsgebilde mehr als ausgeglichen und ferner ging die Zwiebel nach dem Treiben kaputt. Es ist deshalb am besten von Nährsalz nur $^1/_2$ g pro $^1/_2$ Liter-Glas anzuwenden.

Es scheint mir aus den Topfkulturen hervorzugehen, daß der günstige Einfluß mancher Nährsalze, vor allem — wenn nicht ausschließlich — auf Rechnung des Stickstoffs kommt, da nur dieser in allen die Füllung stärkenden Nährsalzen und Düngesalzen enthalten war, diese aber im übrigen von einander abwichen.

Zur Samenentwicklung einiger Urticifloren.

Von **Jakob Modilewsky** aus Kiew.

(Mit 71 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Die Gruppe der Urticifloren war in bezug auf die Samenentwicklung unvollständig untersucht. Während die Ulmaceen von Professor Nawaschin und die Cannabineen von Zinger ausführlicher beschrieben sind, wurden von den Moraceen nur die Ficus-Arten behandelt, die Urticaceen aber blieben fast außer Beachtung. Außer einer kleinen Notiz von Hofmeister über die „Urticeen", welche 1858 in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erschien und der Arbeit über Elatostema acuminatum von Treub (1906) sind keine Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Urticaceen vorhanden. Auf Anregung von Herrn Prof. Goebel ist diese Arbeit über die Urticifloren in Zusammenhang mit den Fragen über Parthenogenesis und Chalazogamie zur Ausfüllung dieser Lücke von mir ausgeführt; ich möchte Herrn Prof. Goebel, für sein freundliches Entgegenkommen bei der Ausführung dieser Arbeit, an dieser Stelle meinen innigsten Dank aussprechen.

Urtica cannabina.

Die Samenanlage von Urtica cannabina ist atrop, mit zwei Integumenten versehen. Das äußere Integument bleibt in seiner Entwicklung etwas zurück und befindet sich zwischen dem inneren Integumente und der Fruchtknotenwand. Das innere wächst schon in jungen Stadien der Entwicklung der Samenanlage über den Nucellus und bildet eine Kappe, welche ihrerseits mit der Fruchtknotenwand auf eine kleine Strecke verwächst. Die Kappe, welche durch Verwachsung des inneren Integumentes gebildet wird, besteht aus 5—7 unregelmäßigen Schichten. Eine Mikropyle im echten Sinne des Wortes ist nicht vorhanden, aber die Stelle der Verwachsung der beiden Seiten des inneren Integumentes ist in einigen Fällen zu unterscheiden. Die Integumente bestehen aus zwei Zellreihen. Die Archesporzelle befindet sich in der fünften oder sogar der siebenten Reihe des Nucellus (von oben gezählt) und führt durch Tetradenteilung zur Ausbildung des Embryosacks, welcher sich aus der unteren Tochterzelle entwickelt (Fig. 1). Es sind nur drei Tochterzellen vorhanden. Die weitere Entwicklung des Embryosacks weicht von dem allgemeinen Typus nicht ab. Es entstehen durch

die Teilung des primären Embryosackkerns die zwei ersten Kerne, welche sich an den Polen des Embryosacks in zwei und nachdem in vier teilen (Fig. 2). Obwohl acht Kerne vorhanden sind, kommt es

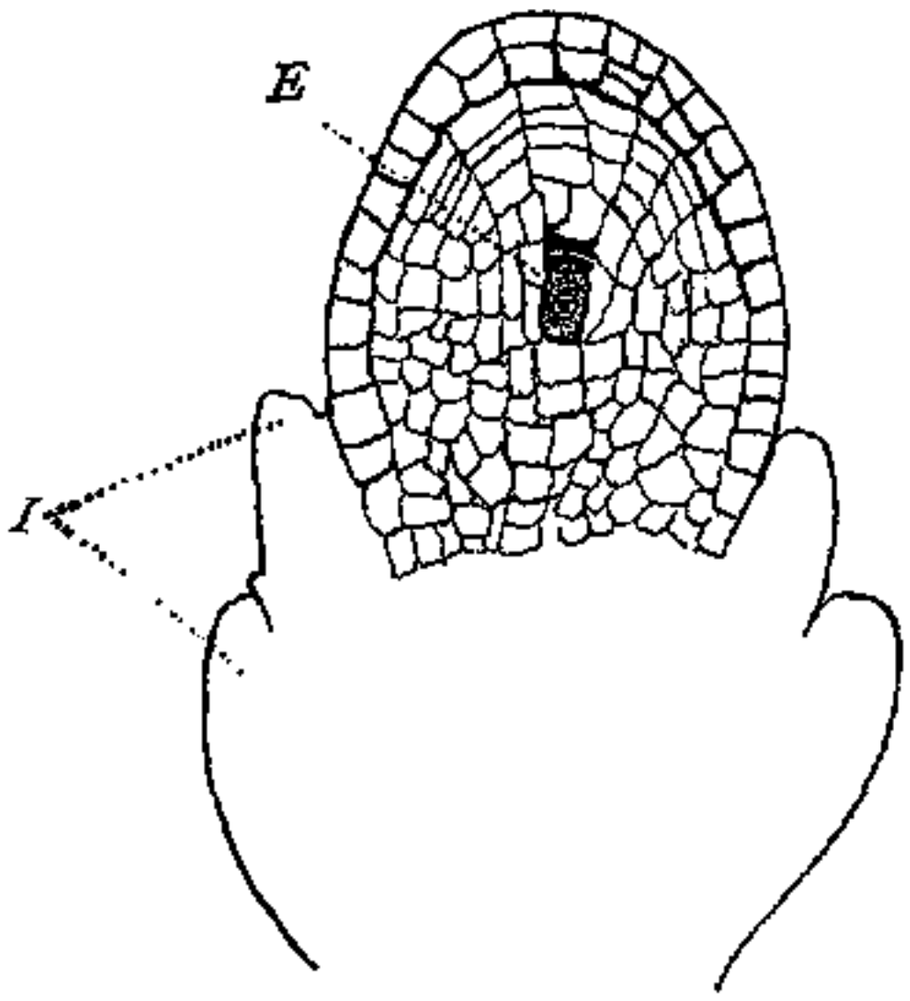


Fig. 1. Urtica cannabina. *E* junger Embryosack, *I* Integumente.

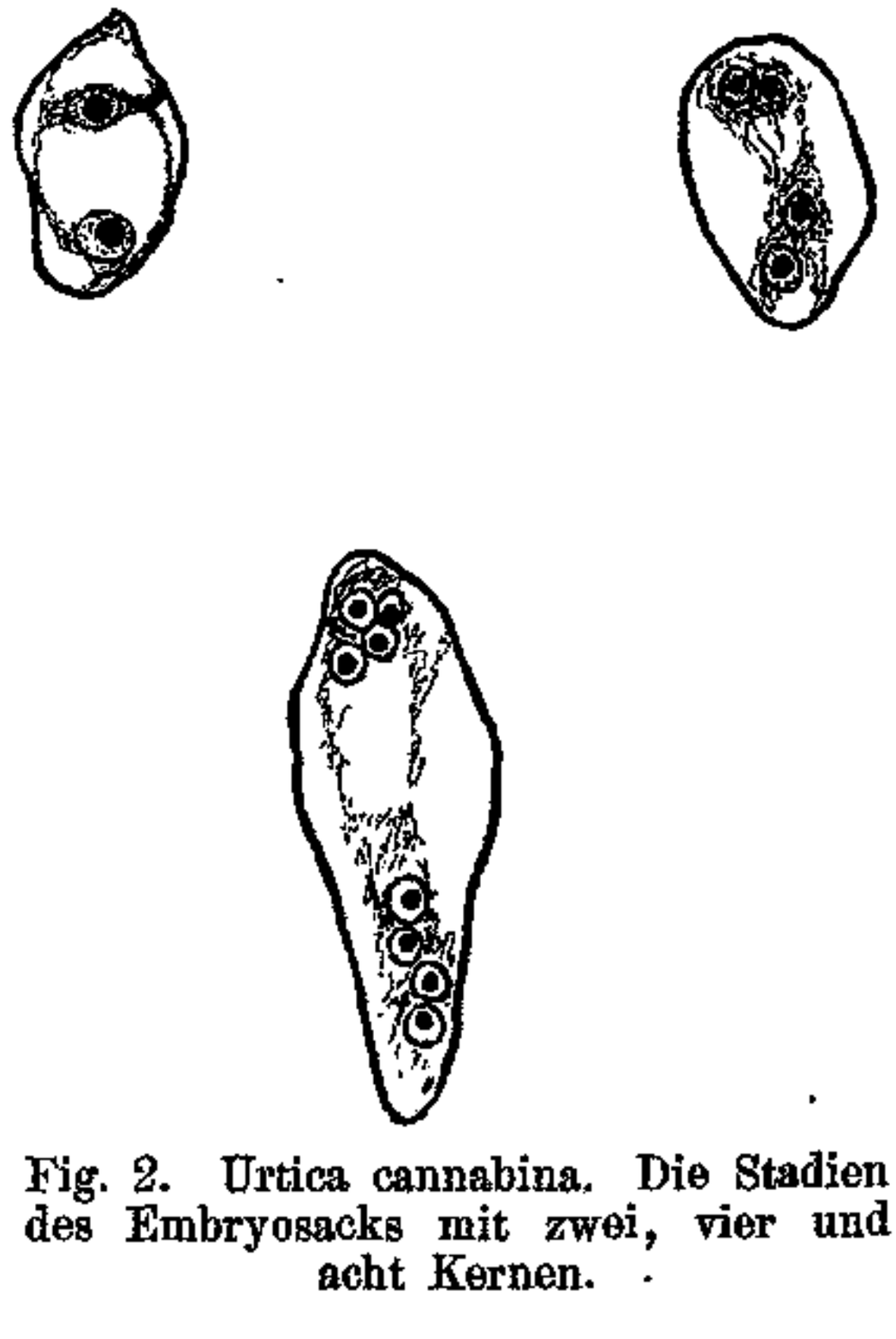


Fig. 2. Urtica cannabina. Die Stadien des Embryosacks mit zwei, vier und acht Kernen.

nicht zur Entwicklung eines typischen Eiapparates. Während die drei Antipoden und die beiden Polkerne gut ausgebildet sind, weicht der Eiapparat in einiger Beziehung von dem normalen Typus ab: die Vakuole der Eizelle ist undeutlich oder fehlt ganz und der Kern der Eizelle liegt in der Mitte. Die Synergiden in dem reifen Embryosack fehlen ganz und verschwinden wahrscheinlich frühzeitig, ohne zur Differenzierung zu gelangen (Fig. 3). Die Erscheinung der Vermehrung der Zahl der Antipoden hat vielleicht als Grund eine unregelmäßige Verteilung der ersten acht Kerne. Sehr oft schwankt die Zahl zwischen vier und fünf, mehr als fünf habe ich niemals gesehen. Es kann aber sein, daß die beiden Kerne, aus welchen sich die Synergiden ent-

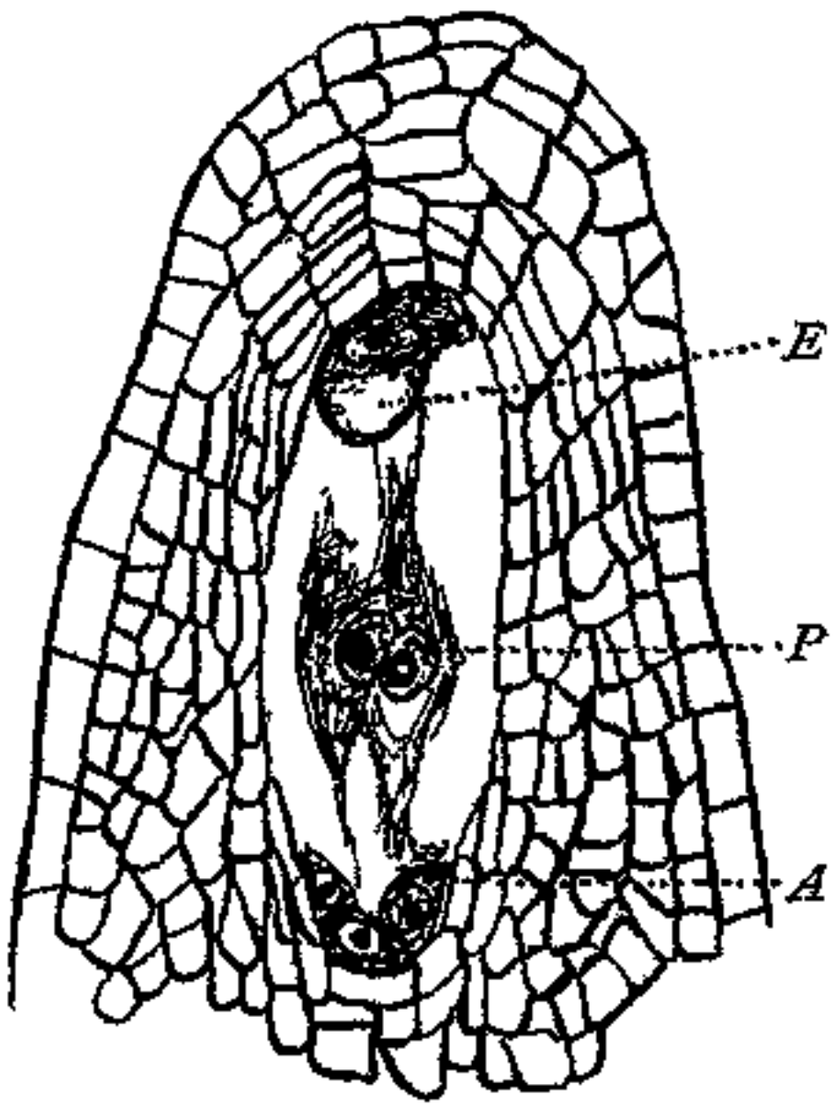


Fig. 3. Urtica cannabina. Reifer Embryosack. *E* Eizelle, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

wickeln sollten, einfach frühzeitig zugrunde gehen und der Inhalt des reifen Embryosacks besteht in diesem Falle aus der Eizelle, den beiden Polkernen und drei Antipoden. Der junge Embryosack ist vor der Embryobildung nicht groß, etwas später, nachdem die Eizelle zum Embryo sich entwickelt hat, verlängert er sich nach unten. Aus der Eizelle entsteht in gewöhnlicher Weise durch Teilung ein zweizelliger Embryo (Fig. 4). Die obere von den beiden Zellen ist groß und plasmaarm. Zu derselben Zeit verschwinden die Antipoden und der Embryosack erfüllt sich mit zerstreuten Endospermkernen. Gleichzeitig verlängert sich der Embryosack stark nach unten und bildet etwas später im unteren Teile

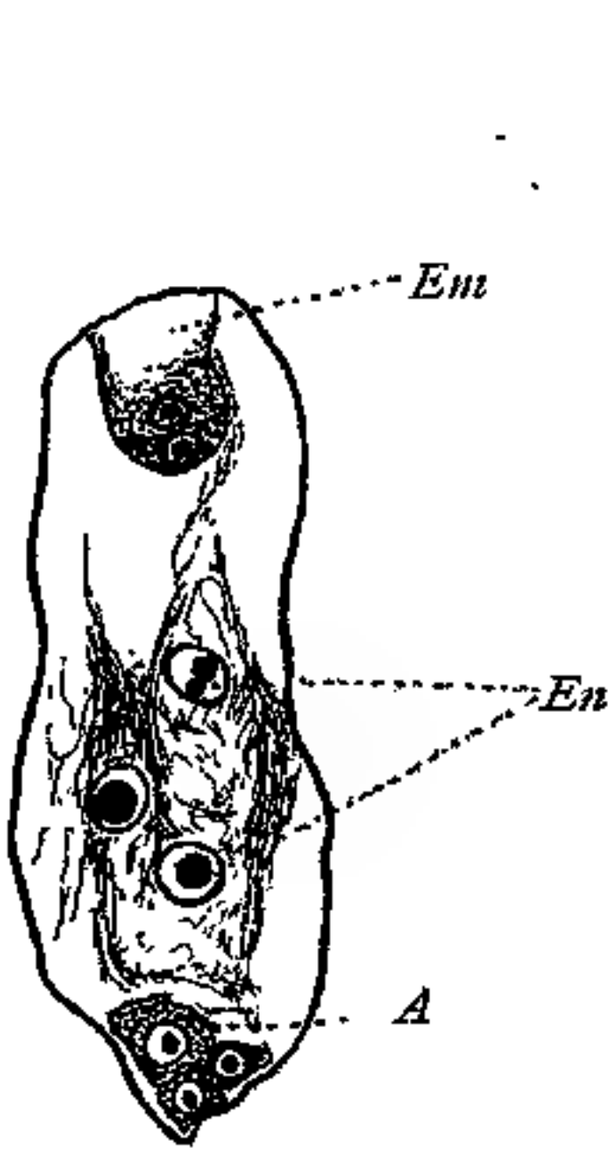


Fig. 4. Urtica cannabina. *Em* zweizelliger Embryo, *En* Endospermkerne, *A* Antipoden.

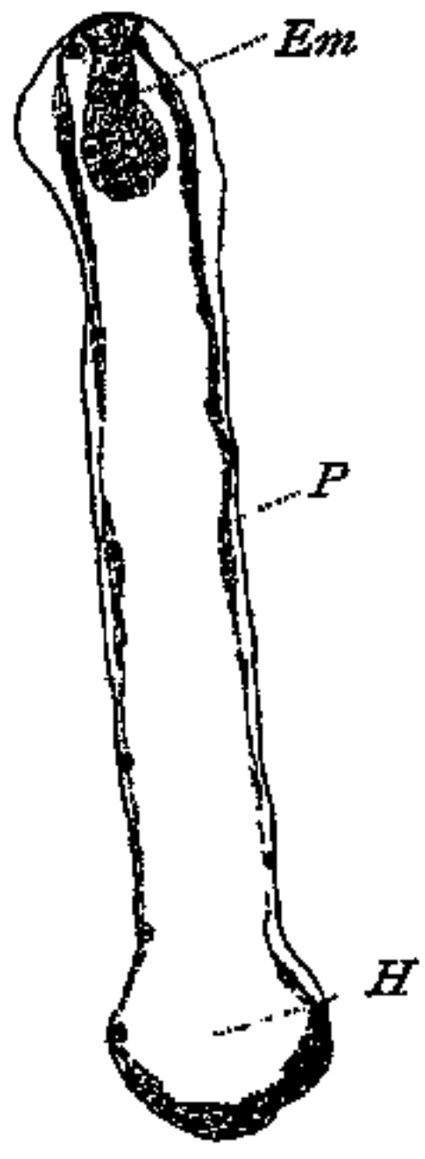


Fig. 5. Urtica cannabina. *Em* Embryo, *P* Plasmastränge, *H* Haustorium.

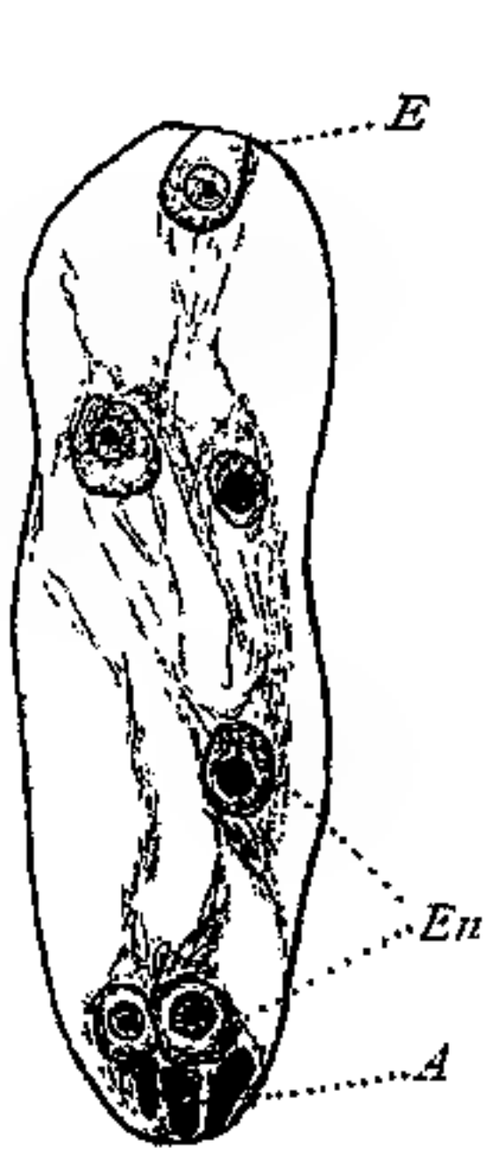


Fig. 6. Urtica cannabina. *E* Eizelle, *En* Endospermkerne, *A* Antipoden.

des Nucellus eine halbkugelige Ausstülpung (Fig. 5). In den unteren Teil des Embryosacks wandern einige Endospermkerne und verdrängen die Antipoden (Fig. 6). Sie werden dort von dichtem Plasma umhüllt. In Embryosäcken mit jüngeren Embryonen sind diese Endospermkerne noch den gewöhnlichen ähnlich. Mit Vergrößerung des Embryos (Fig. 7) und mit dem weiteren Eindringen des Embryosacks in den basalen Teil des Nucellus werden die Kerne viel größer, ihre Membran wird weniger deutlich und die Chromatinsubstanz wird viel auffallender (Fig. 8). Der Nucleolus verliert seine rundliche Gestalt und nimmt eine unregelmäßige Form an. Sehr oft entstehen mehrere Nucleolen. Wenn aber der Embryosack sich weit nach unten verlängert hat und der Embryo

ziemlich alt ist, wird der Chromatingehalt der Kerne vermindert und die Nucleolen scheinen in einem blassen Kern zu liegen. Die Zahl dieser Kerne schwankt in verschiedenen Embryosäcken, aber es gilt als Regel, daß mit der Vergrößerung und weiteren Entwicklung des Embryos diese Zahl steigt. Diese Vermehrung hängt nicht von der Teilung der Haustorialkerne, sondern von dem Wandern neuer gewöhnlicher Endospermkerne des Embryosacks nach unten ab. Daß wir hier mit einer Art von Haustorium und Haustorialkernen zu tun haben, unterliegt keinem Zweifel. Schon auf jüngeren Stufen der Entwicklung sind in dem unteren Teile des Nucellus zwei Zonen differenziert, welche aus zweierlei Gewebe, jedes aus einigen Schichten besteht (Fig. 9). Das obere Gewebe, welches unter dem Embryosack sich befindet, besitzt Zellen mit etwas verdickten Membranen. Die Membranen dieser Zellen färben sich sehr intensiv, bei doppelten Färbungen in anderer Weise als die anderen Teile der Samenanlage. Die mikrochemische Untersuchung hat gezeigt, daß wir es bei diesen Zellen mit einer ligninhaltigen Substanz zu tun haben, die Membranen bleiben nach Behandeln mit Schwefelsäure erhalten und färben sich braun. An diesen Teil des Nucellus stößt der nach unten erweiterte Embryosack und verdrängt allmählich die Zellen. In weit fortgeschrittenen Embryosäcken mit großen Embryonen ist oft dieses Gewebe in seinen oberen Zellreihen fast verschwunden und nur an den beiden Seiten des ausgestülpten Embryosacks sichtbar. Unter dieser ligninhaltigen Schicht ist eine Schicht von kleineren, sehr plasmareichen Zellen. Diese plasmareiche Schicht bleibt während der ganzen Samenentwicklung unverändert. Dieselbe Gewebeart umgibt das Hauptbündelgefäßsystem des ganzen Fruchtknotens. Das obere ligninhaltige Gewebe ist der Hypostase sehr ähnlich, welche Van Tieghem bei vielen Pflanzen beobachtete. Es stimmt mit der letzteren in vielen Beziehungen überein. Was aber die mechanische und besonders die chemische Bedeutung des ligninhaltigen Gewebes anbelangt, so sind, scheint mir, die Ansichten von Van Tieghem nicht besonders begründet.

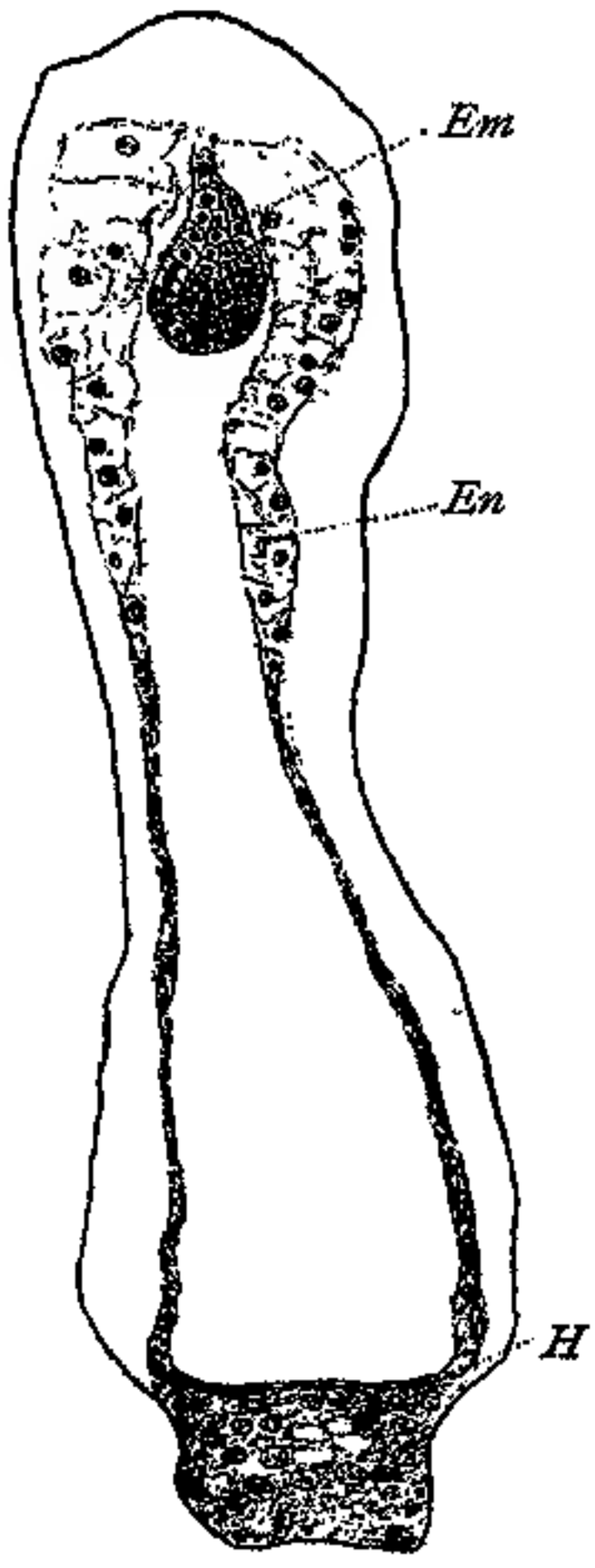


Fig. 7. Urtica cannabina. *Em* Embryo, *En* Endosperm, *H* Haustorium mit Haustorialkernen.

Zum Beispiel sagt er: „l'hypostase, par ce qu'elle est fortement lignifiée, resiste à toutes les diastases, qui fonctionnent activement, comme on sait, au cours du developpement de l'oeuf en embryon... elle est et demeure indigestible". Da aber unter dieser Schicht plasmareiche Zellen in Mehrzahl vorhanden sind, welche eine gewisse Beziehung zu der Ernährung haben, so ist den ligninhaltigen Zellen wahrscheinlich irgend eine andere Rolle zuzuschreiben. Die normalen Endospermkerne stellen sich gewöhnlich schon frühzeitig in zwei parallele Reihen längs des Embryosacks und sind mit einander durch Plasmastränge verbunden und dienen als Leiter der Nahrung von dem unteren haustorialen Teile des Embryosacks nach oben bis zu dem oberen Teile des Embryos. Diese Erscheinung ist allgemein. Zu den Anomalien der Entwicklung müssen zwei Erscheinungen gerechnet werden. Einmal ist die Vermehrung der Antipodenzahl nicht selten, obwohl der Embryosack normal drei Antipoden enthält. In diesem Falle

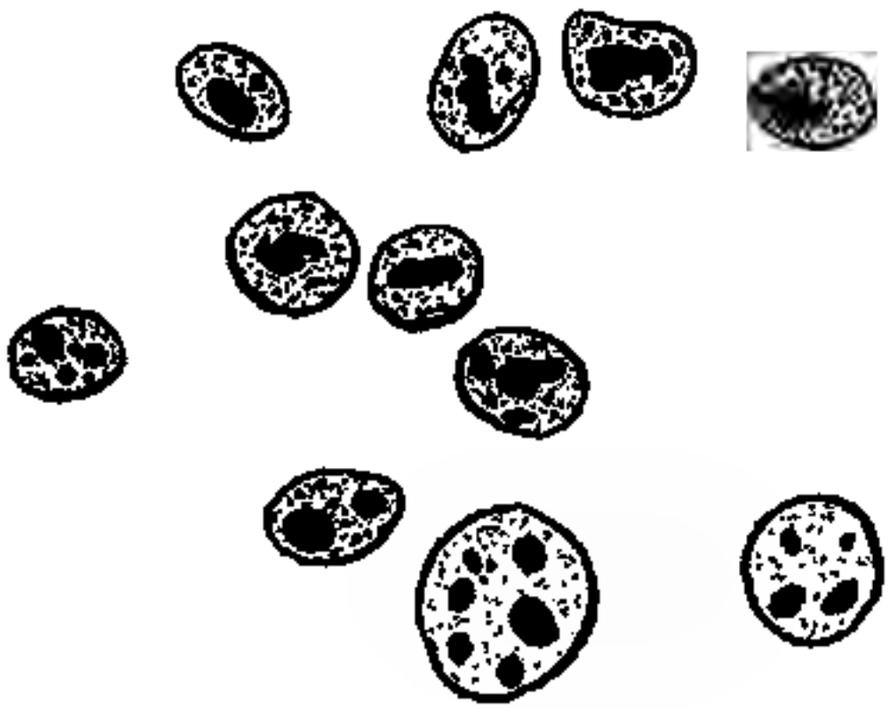


Fig. 8. Urtica cannabina. Haustorialkerne.

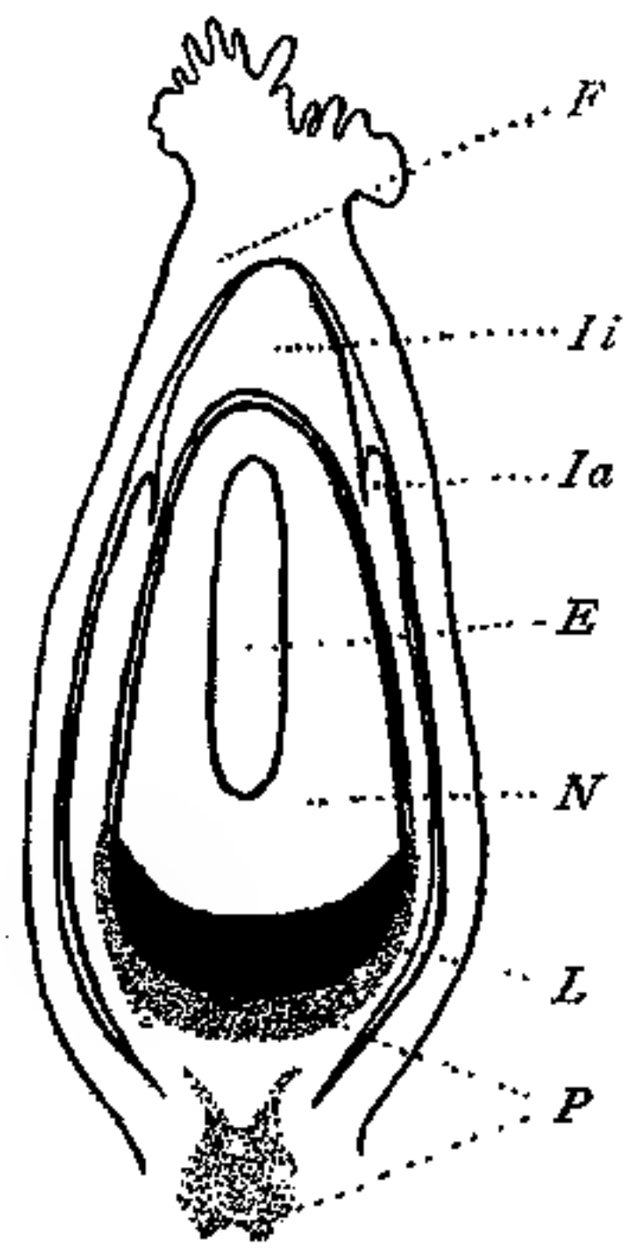


Fig. 9. Urtica cannabina Schematische Abbildung. *F* Fruchtknoten, *Ii* inneres Integument, *Ia* äußeres Integument, *E* Embryosack, *N* Nucellus, *L* ligninhaltiges Gewebe, *P* plasmareiches Gewebe.

waren fünf Antipoden zu sehen, die Eizelle und ein Endospermkern, ob es ein sekundärer Embryosackkern war, ist schwer zu sagen (Fig. 10). Alle fünf Antipoden waren gut ausgebildet und durch Plasmastränge mit dem Endospermkern und der Eizelle verbunden. In einem anderen Falle, wo fünf Antipoden und ein großer Endospermkern vorhanden waren, war ein mehrzelliger Embryo, welcher auf dem Längsschnitte acht Zellen zeigte (Fig. 11). In diesem Falle war derselbe auch mit den Antipoden durch Plasmastränge verbunden. Ein anderes Mal wurde der sekundäre Endospermkern mit drei Nucleolen gesehen, während das Bild der Eizelle ein normales war. Antipoden konnte ich in diesem

Falle nicht beobachten (Fig. 12). Es kam auch vor, daß drei Antipoden, die Eizelle und zwei Endospermkerne dicht aneinander gedrängt waren. Der eine von diesen letzteren besaß zwei Nucleolen (Fig. 13). Die letzten beiden Fälle scheinen Beweise einer doppelten Befruchtung bei Urtica cannabina zu sein. Ob dies in Wirklichkeit so ist, oder ob bei Urtica cannabina eine Unregelmäßigkeit in der Verteilung der acht

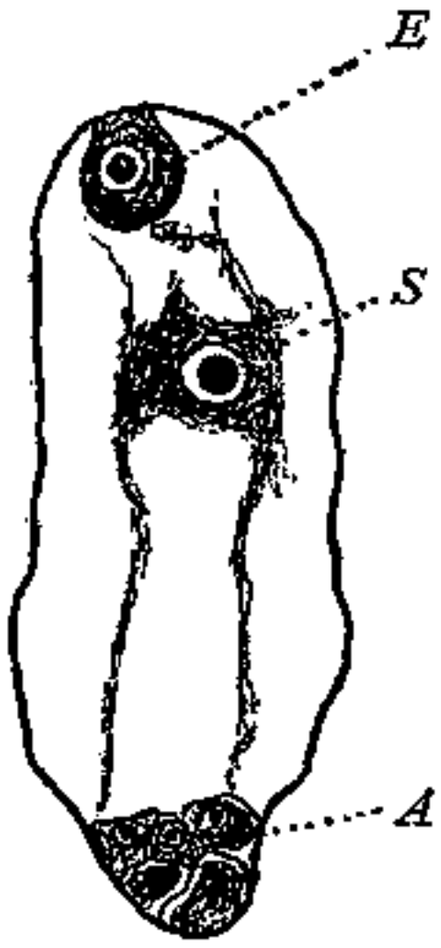


Fig. 10.
Urtica cannabina.
E Eizelle, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* 5 Antipoden.

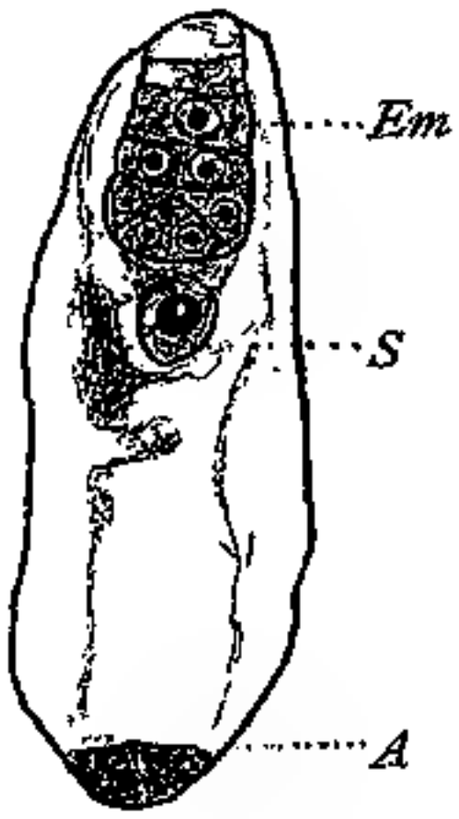


Fig. 11.
Urtica cannabina.
Em Embryo, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* 5 Antipoden.

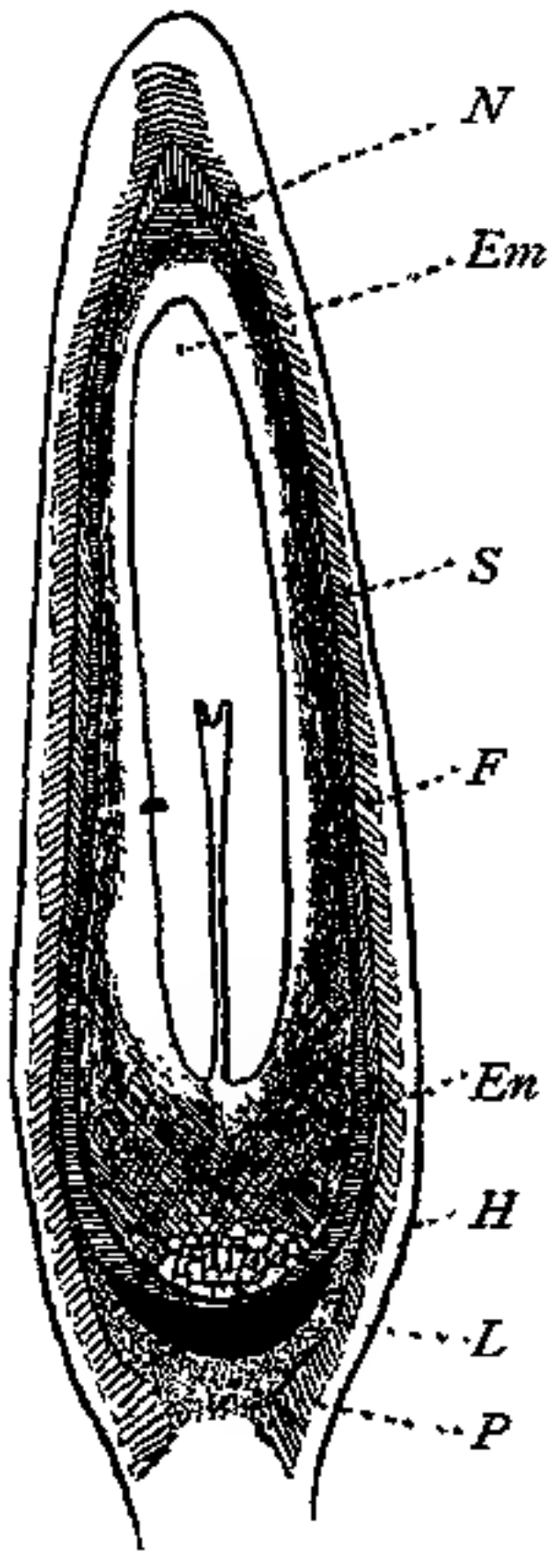


Fig. 14.
Urtica cannabina.
Reifer Samen. *N* Nucellus, *Em* Embryo, *S* Haut, *F* Fruchtknoten mit der Steinschicht, *En* Endosperm, *H* Haustorialzellen, *L* ligninhaltiges Gewebe, *P* plasmareicheres Gewebe.

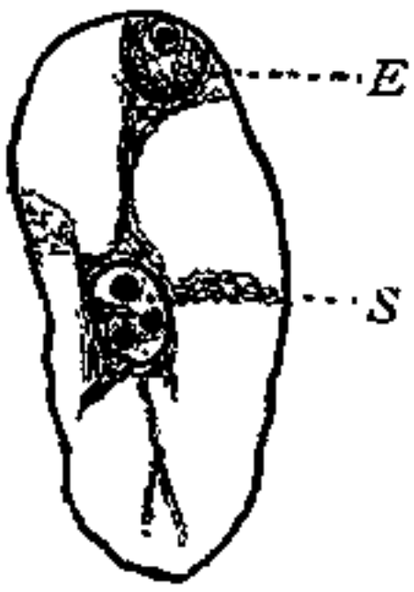


Fig. 12.
Urtica cannabina.
E Eizelle, *S* sekundärer Embryosackkern mit 3 Nucleolen.

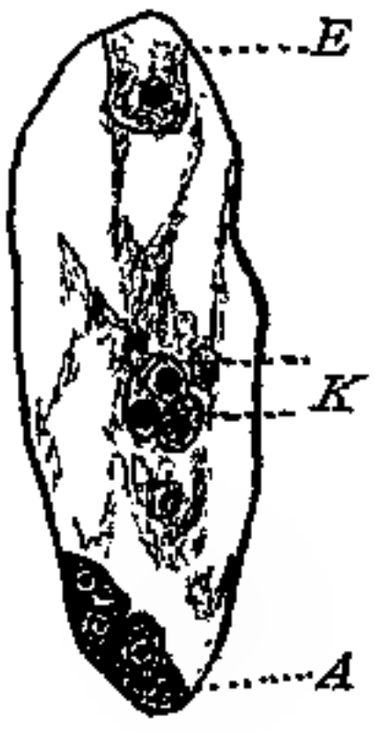


Fig. 13.
Urtica cannabina.
E Eizelle, *K* 2 Kerne mit 3 Nucleolen, *A* 3 Antipoden.

Kerne vorhanden ist, kann man schwer entscheiden. Einen Pollenschlauch in irgendwelchem Teile des Nucellus zu beobachten gelang mir nicht, obwohl die verschiedensten Fixierungs- und Färbungsmethoden angewandt wurden. Wenn in einem Pollenschlauch ähnliche Gebilde zu sehen waren, so befanden sie sich immer im Fruchtknoten und der Kappe des Integuments, aber bei der Untersuchung mit Ölimmersion

verloren die Bilder das für einen Pollenschlauch typische Aussehen. Das Isolieren der Exemplare durch Abschneiden der männlichen Blüten hat aber bewiesen, daß ohne Bestäubung keine Samenentwicklung möglich ist. Beim Heranreifen der Samen wird der Embryo von Endospermgewebe umhüllt, welches in seinem basalen Teile aus viel größeren Zellen besteht. Die Kerne dieser Zellen zeigen in ihrer ansehnlichen Größe und in ihrem inneren Bau die typische Gestalt der Haustorialkerne. Wir sehen also, daß diese Kerne nach Erfüllung ihrer Funktion nicht zugrunde gehen, sondern ihre charakteristische Gestalt beibehaltend an der Ausbildung des Endospermgewebes teilnehmen. In fast reifem Samen bleiben beide basale Nucellargewebe unverändert, während der Nucellus von beiden Seiten bis auf eine Zellreihe reduziert wird. Im oberen Teile bleibt der Nucellus deutlicher sichtbar und nimmt eine mehr zugespitzte Form an. Die Integumente, welche in der Mikropylargegend als Kappe bleiben, werden an den Seiten fast gänzlich verdrängt und bestehen aus einer fast strukturlosen Haut (Fig. 14).

Urtica dioica.

Die Entwicklung von Urtica dioica unterscheidet sich von der von Urtica cannabina sehr wenig. Die junge Samenanlage, bei welcher die Integumente kaum angedeutet sind, besitzt eine Embryosackmutterzelle, die sich in drei Tochterzellen teilt. Die untere entwickelt sich zum Embryosack (Fig. 15). Die Entwicklung des Embryosacks ist dieselbe, wie bei Urtica cannabina, nur die Integumente entwickeln sich verhältnismäßig spät. Zwischen dem verwachsenen inneren Integumente und dem Nucellusscheitel bildet sich oft ein kleiner Raum. Man kann daraus schließen, daß der Nucellus niemals mit dem Integumente verwächst (Fig. 16). Die Antipoden sind nicht so gut entwickelt wie bei Urtica cannabina und beginnen noch vor der ersten Teilung der Eizelle zu schwinden. Es waren immer nur drei Antipoden zu sehen. Eine Vermehrung der letzteren findet nicht statt, wie es bei Urtica cannabina der Fall war. Die

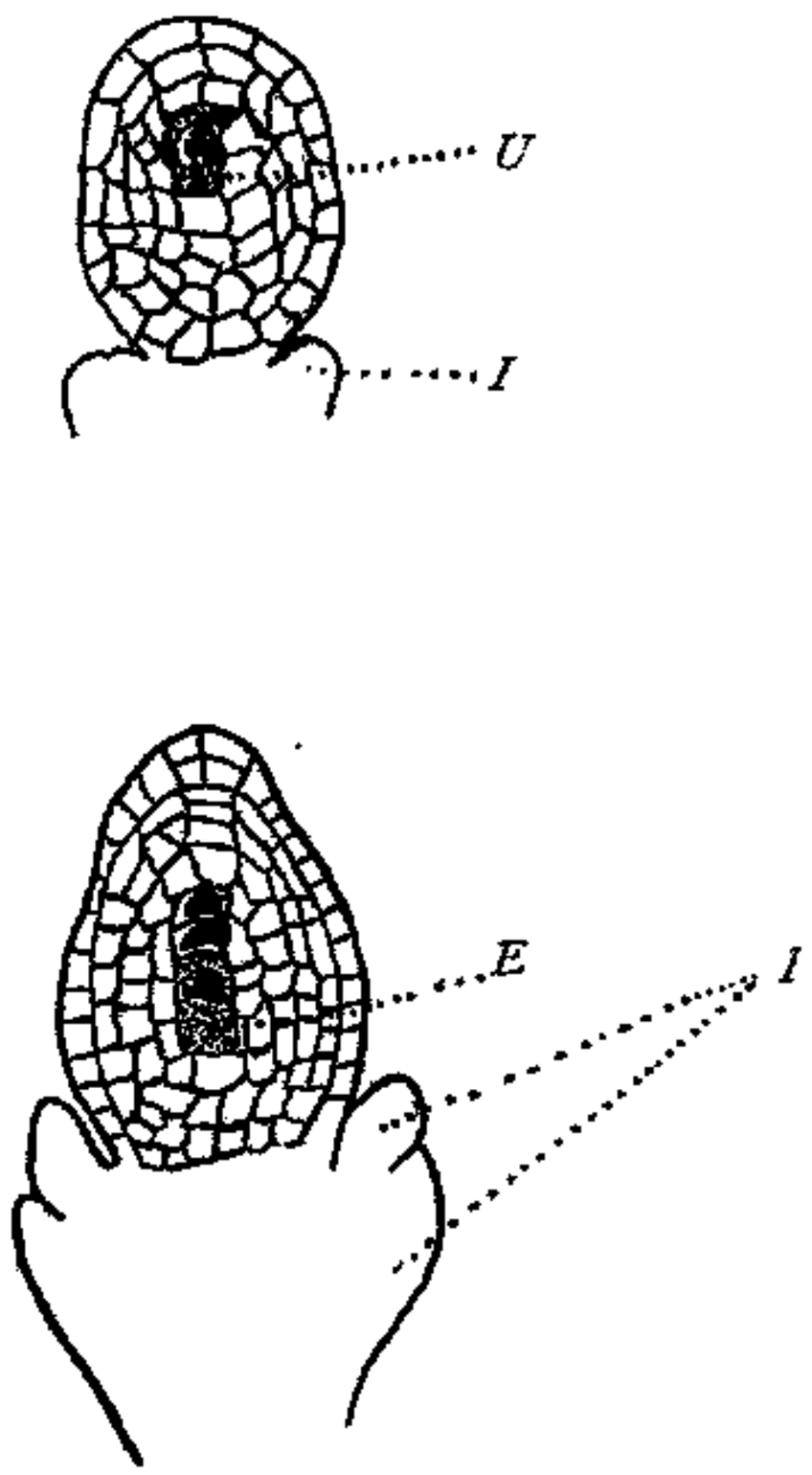


Fig. 15. Urtica dioica.
E Embryosack, *I* Integumente.

Eizelle ist derjenigen von Urtica cannabina ähnlich, doch scheint sie noch etwas plasmaärmer zu sein und ist überhaupt schwach entwickelt. Synergiden fehlen (Fig. 16). Die erste Teilung der Eizelle findet statt zu der Zeit, wo sich der sekundäre Embryosackkern geteilt hat und die ersten Kerne des Endosperms zerstreut im Embryosack liegen (Fig. 17). Die Embryonen von Urtica dioica unterscheiden sich von dem Typus nicht und wurden weiter nicht untersucht (Fig. 18.) Mit der Entwicklung des Embryos werden die Integumente durch den sich vergrößernden Embryosack seitlich verdrängt, während die Kappe, welche über dem Nucellusscheitel sich gebildet hat, erhalten bleibt und große Zellen mit dicken, festen Membranen, welche sich intensiv färben, zeigt. Im basalen Teile des Nucellus differenzieren sich schon zu der Zeit der Embryosackreife die beiden Gewebe, das ligninhaltige und das plasmareiche, welche schon bei Urtica cannabina beschrieben wurden. Es spielen beide wahrscheinlich dieselbe Rolle bei der Ernährung, wie bei Urtica cannabina, wo dieses deutlicher zu sehen war wegen der Anwesenheit eines Haustoriums. Bei Urtica dioica tritt aber nur eine gewöhnliche Verlängerung des Embryosacks nach unten ein. Zum Eindringen in das ligninhaltige Gewebe kommt es niemals. Einige Male konnte man bei den älteren Embryosäcken eine schwache Anhäufung von Plasma im antipodalen Teile sehen, in welchem Endospermkerne, die etwas von den normalen abwichen, lagen. Daß diese Erscheinung als Regel auftritt, wurde nicht

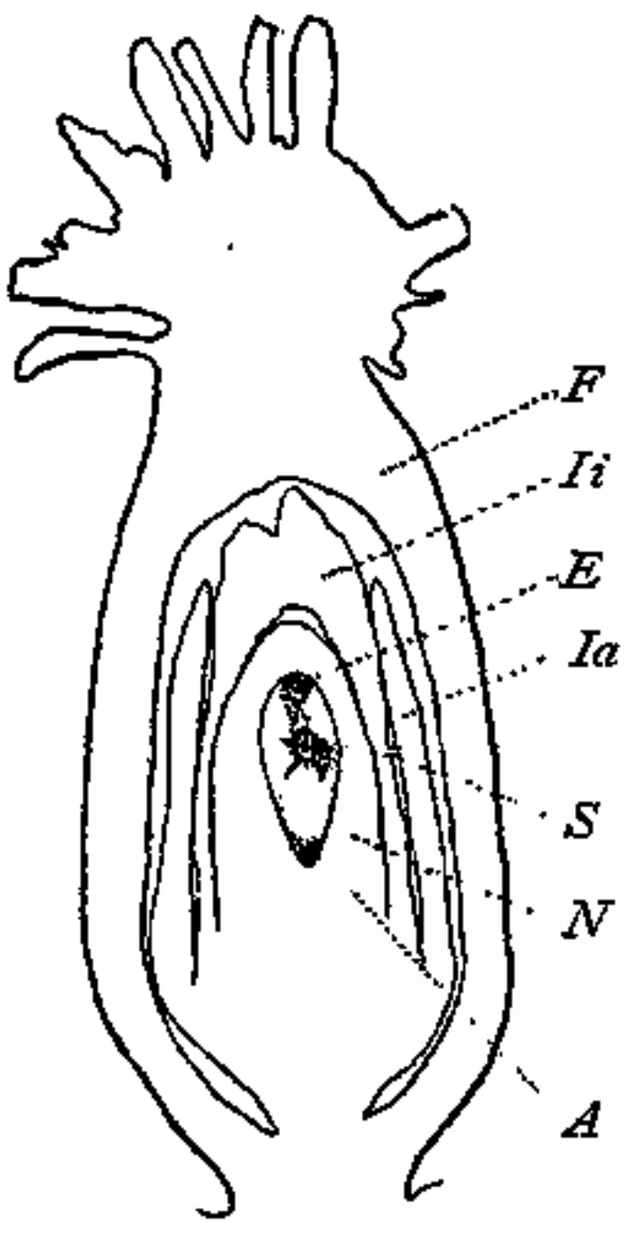


Fig. 16. Urtica dioica. *F* Fruchtknoten, *Ii* inneres Integument, *E* Eizelle, *Ia* äußeres Integument, *S* sekundärer Embryosackkern, *N* Nucellus, *A* Antipoden.

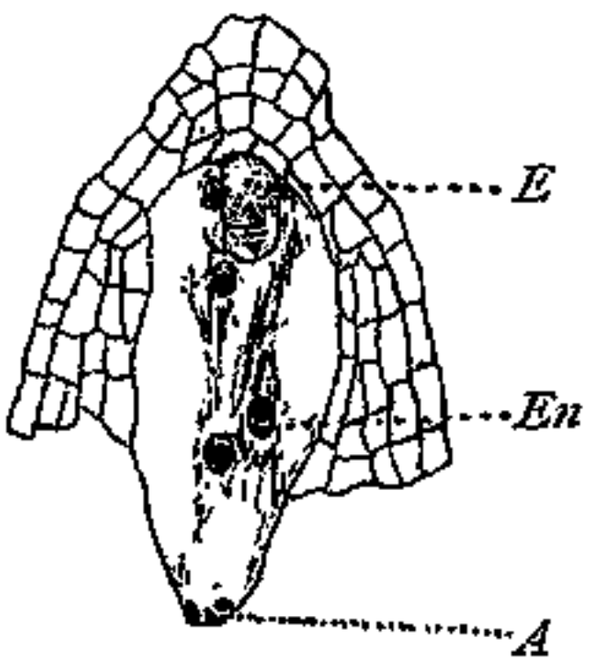


Fig. 17. Urtica dioica. *E* Eizelle in Teilung, *En* Endosperm, *A* Antipoden.

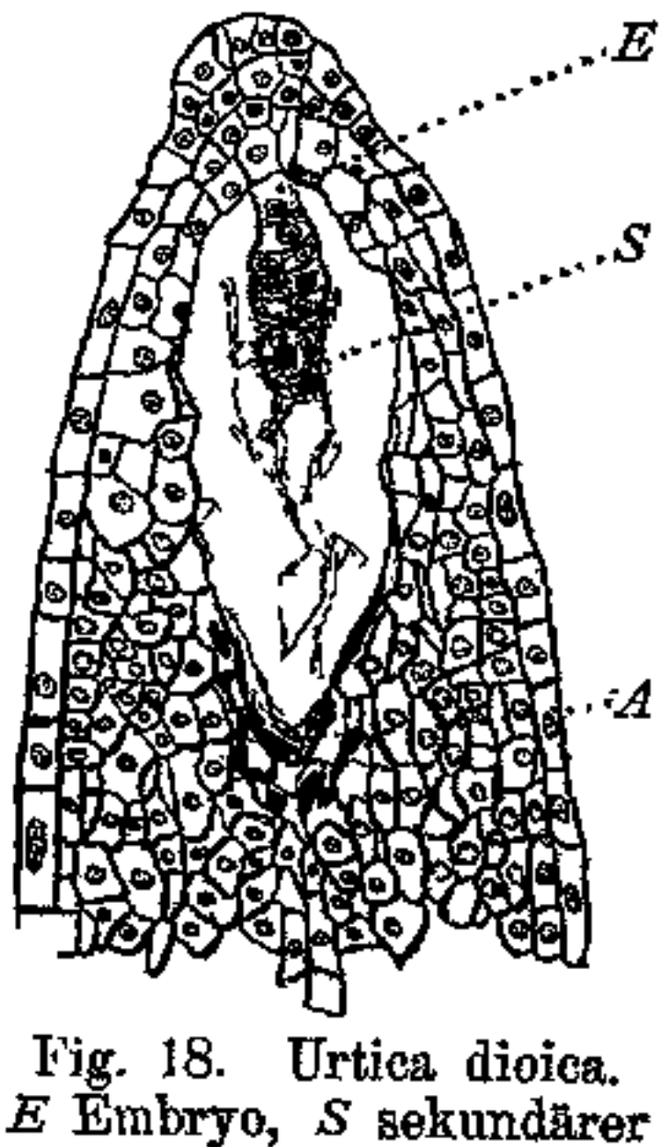


Fig. 18. Urtica dioica. *E* Embryo, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* Antipoden.

beobachtet und stellt vielmehr eine einfache Variation in der Ausbildung des Embryosacks dar. Von den Anomalieen möchte ich die Bildung eines mehrzelligen Embryos in einem Embryosacke erwähnen, in welchem der sekundäre Endospermkern ungeteilt geblieben war und die Antipoden schon zerstört waren (Fig. 18). Dieser Fall erinnert an einen ähnlichen bei Urtica cannabina. Bei der letzteren aber blieben die Antipoden nicht nur ganz erhalten, sondern ihre Zahl war bis auf fünf gestiegen. Den Pollenschlauch zu beobachten ist mir auch in diesem Falle nicht gelungen. Die Entscheidung der Frage über die Befruchtung auf indirektem Wege durch Feststellen der Chromosomenzahl war unmöglich wegen der Kleinheit der Zellen und Kerne, obwohl Teilungsfiguren beobachtet wurden. Deshalb habe ich in einem Glaskasten einige weibliche Exemplare isoliert, welche keine Früchte lieferten. Eine Befruchtung ist also nötig und in Wirklichkeit habe ich einmal eine Eizelle in Berührung mit zwei Gebilden beobachtet, welche wie zwei Spermakerne aussahen. Leider war in anderen Beziehungen das Präparat nicht deutlich genug, um diese Beobachtung als einwandsfrei zu erklären. Beim Heranreifen des Samens wird der reife Embryo von dem Endospermgewebe umhüllt. Der Nucellus verschwindet vollständig und nur im basalen Teile über dem ligninhaltigen Gewebe ist er noch grade unterscheidbar. Die Integumente, welche in der mikropylaren Gegend eine als Rest aussehende dickere Lamelle darstellen, werden von den Seiten und von unten verdrängt und bilden eine strukturlose Haut, welche auf schematischer Abbildung (Fig. 19) viel deutlicher dargestellt ist, als es in Wirklichkeit der Fall ist. Die ligninhaltige und die plasmareiche Schicht bleibt beibehalten. An die strukturlose Haut grenzt die innere Steinschicht des Fruchtknotens, welche im oberen Teile nach außen stärker entwickelt ist und in der Mittelaxe eine Vertiefung bildet.

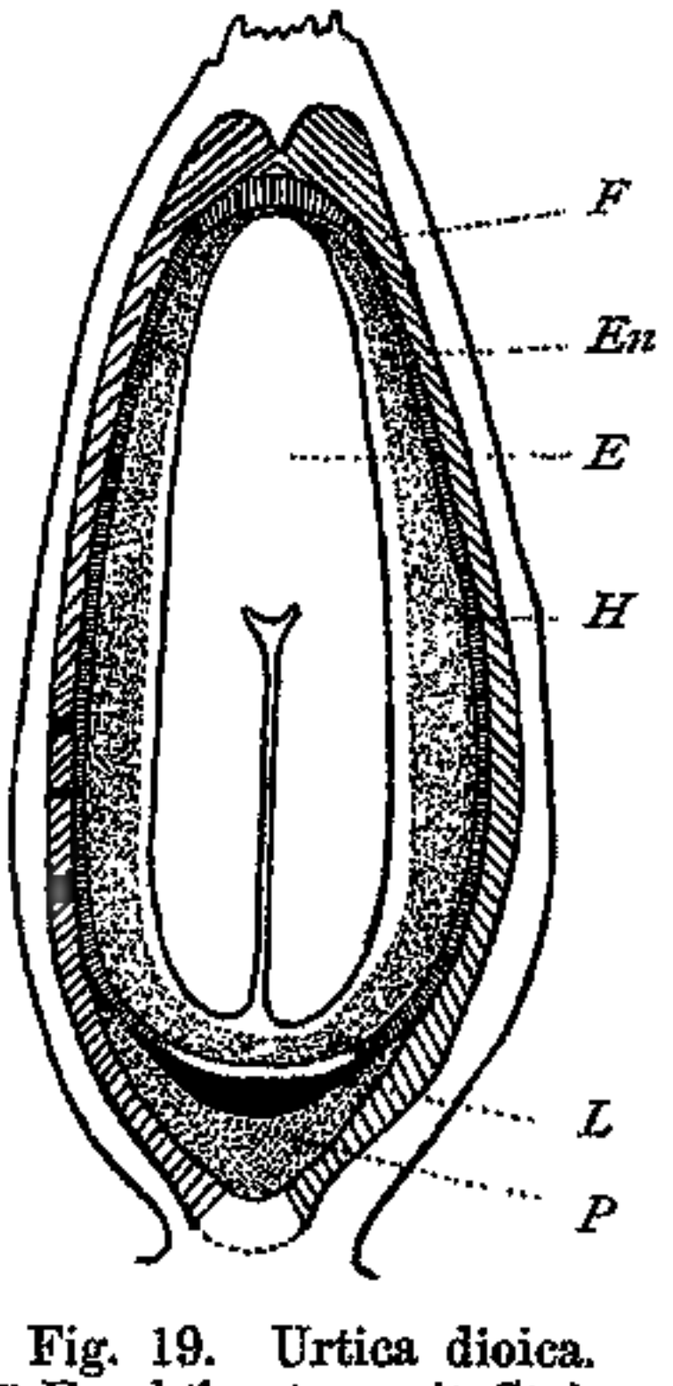


Fig. 19. Urtica dioica. *F* Fruchtknoten mit Steinschicht, *En* Endosperm, *E* Embryo, *H* Haut, *L* ligninhaltiges Gewebe, *P* plasmareiches Gewebe.

Urtica pilulifera.

Diese Pflanze unterscheidet sich von den anderen Urticaceen in dem Aussehen ihrer Inflorescenzen. Uns interessiert an dieser Stelle

nur die Erscheinung, daß die Perigonblätter den Fruchtknoten fest umhüllen und in dieser Weise denselben unsichtbar machen. Nur bei jungen Stadien ist die Narbe sichtbar, wo sie aus den fest zusammen schließenden Perigonblättern hervorsieht. Bei etwas älteren Blüten fällt die Narbe ab und dann ist der Fruchtknoten fest geschlossen. Zu dieser Zeit ist der Embryosack gewöhnlich schon ausgebildet. Die sich berührenden Perigonblätter bilden auf beiden Seiten eine Kante. Im oberen Teile um die Spitze des Fruchtknotens herum biegen sich die Perigonblätter von der Mittelaxe nach außen und es entsteht auf diese Weise ein narbenähnliches Gebilde. Wenn die Narbe schon längst abgefallen ist, kann man nicht selten auf diesem Grübchen Pollen finden, doch bleibt dieser zweifellos ohne jede weitere Einwirkung. Der Fruchtknoten liegt in dem von den Perigonblättern gebildeten Raum während seiner ganzen Entwicklung frei ohne jemals mit denselben zu verwachsen (Fig. 20). Die Samenanlage besitzt zwei Integumente, von denen das innere nach seinem Verwachsen von dem Nucellusscheitel getrennt bleibt und es wurde sogar einige Mal der kleine Raum, welcher früher für Urtica dioica beschrieben wurde, beobachtet. Die Differenzierung der Gewebe in dem Nucellus vollzieht sich ziemlich spät. Die weitere Entwicklung des Embryosacks und der Samenanlage ist der von Urtica cannabina ähnlich. Die Epidermschicht des

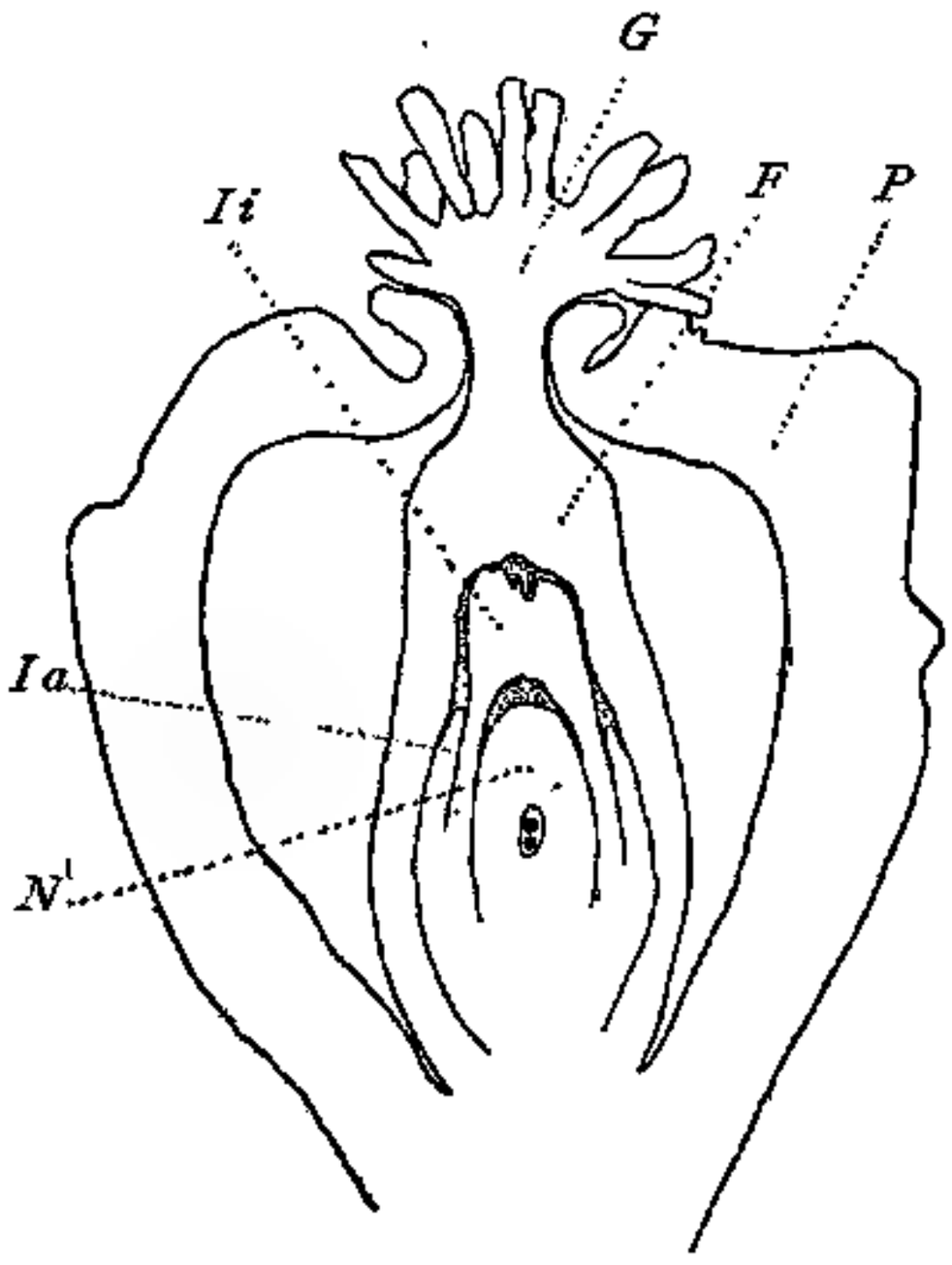


Fig. 20. Urtica pilulifera.
G Griffel, *F* Fruchtknoten, *P* Perigonblätter, *Ii* inneres Integument, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus.

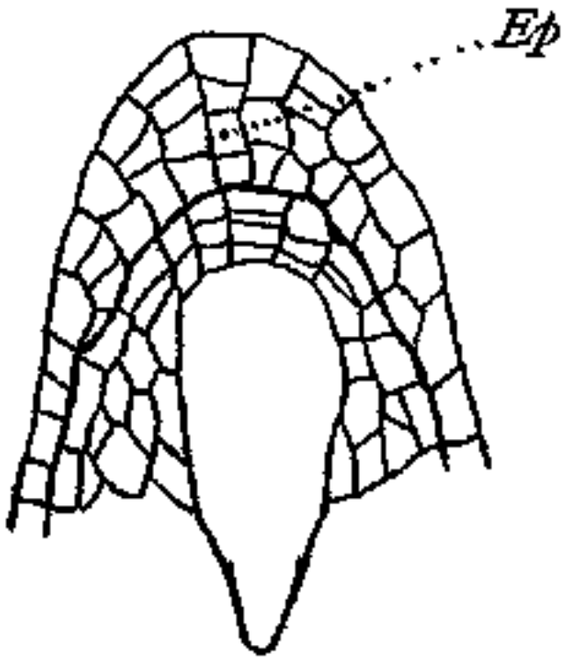


Fig. 21. Urtica pilulifera. Nucellus.
Ep meterschichtige Epidermis.

Fig. 22.
Urtica pilulifera.
E Eizelle, *Sn* Synergide, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* Antipoden.

Nucellus teilt sich ziemlich regelmäßig und ist deutlich von dem folgenden Teil des Nucellus abgegrenzt (Fig. 21). Es ist mir nicht gelungen festzustellen, ob die Tetradenteilung stattfindet oder nicht. In einem Falle habe ich bei dem jungen Embryosack nur eine oberhalb desselben gelegene verdrängte Zelle gesehen und deshalb kann man vermuten, daß nur die erste Teilung vor sich geht. Der junge Embrosack ist sehr klein und durchläuft die gewöhnlichen Stadien: Das Stadium der zwei Kerne ist sehr oft zu sehen. Es scheint, daß bei diesem Stadium eine Ruhepause stattfindet. In einem reifen, aber noch jungen Embryosack kann man noch die Synergiden sehen (Fig. 22). Zu erwähnen ist, daß die Zellen des Embryosacks und selbt die Endospermkerne sehr klein sind. Die Synergiden und die Antipoden

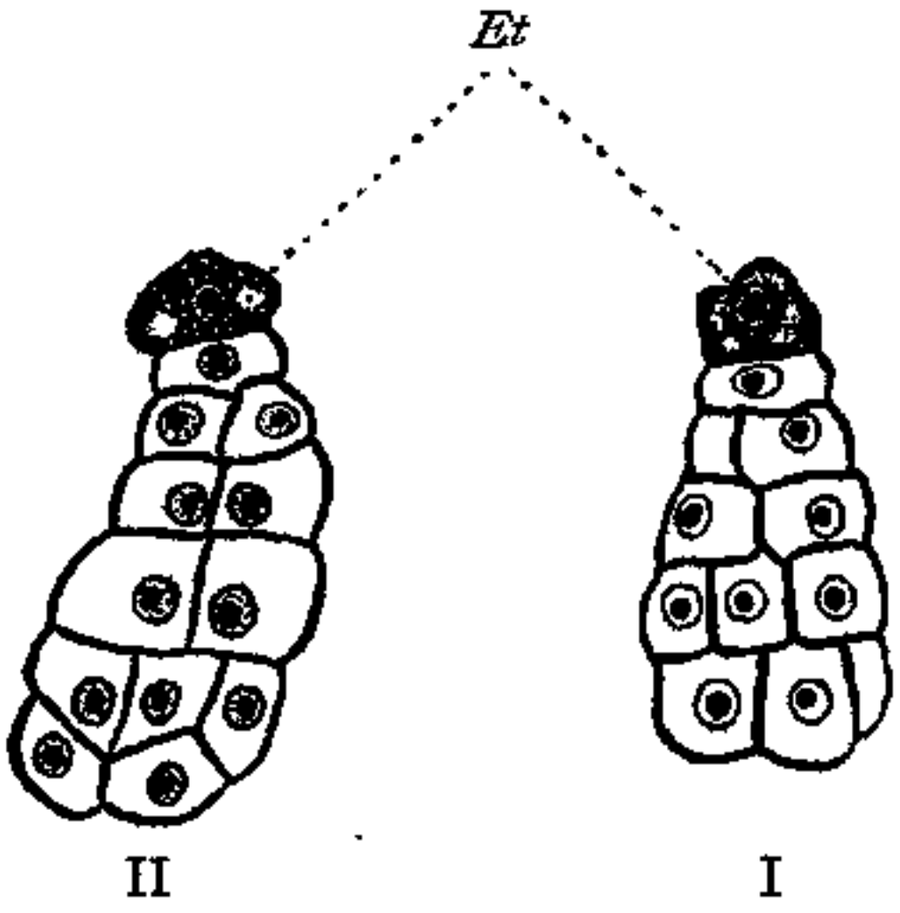


Fig. 23. Urtica pilulifera.
Embryo mit (*Et*) vergrößerten Embryoträgerzellen.

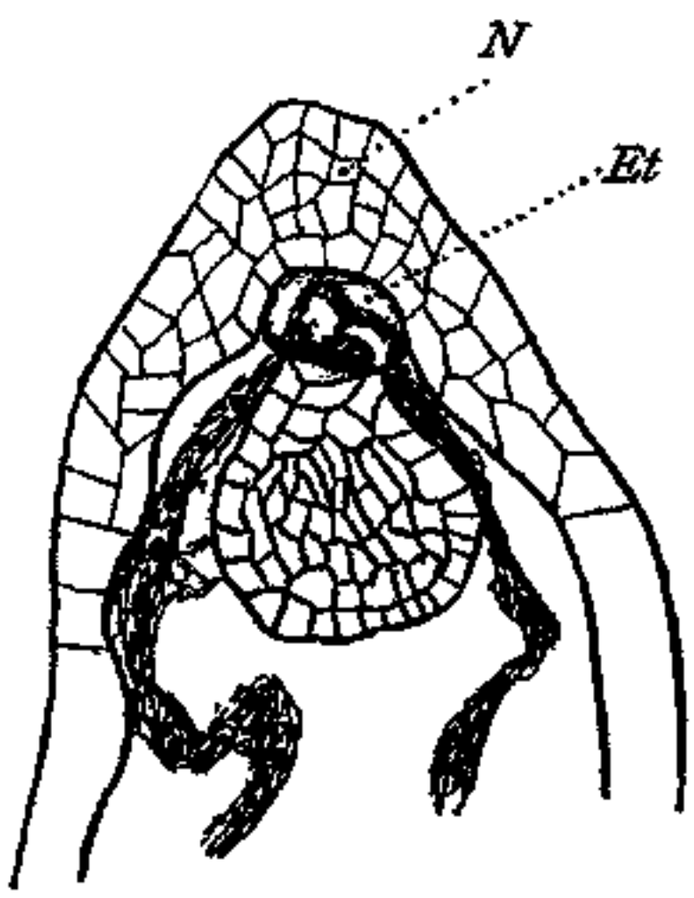


Fig. 24. Urtica pilulifera.
N Nucellus, *Et* Embryoträgerzelle.

gehen frühzeitig zugrunde. Die Eizelle teilt sich und bildet einen Embryo, welcher in jungem Zustande ganz einfach ist (Fig. 23). Bei der weiteren Entwicklung vergrößert sich die obere Zelle des Embryoträgers stark, wird dabei etwas protoplasmaärmer und es bilden sich in ihr Vakuolen aus. Die Zelle erweitert sich und dringt in den Nucellus ein. Nur die erste Zellschicht desselben wird resorbiert oder vielleicht nur durch den mechanischen Druck beim Wachstum verdrängt. Alle anderen Zellen des Nucellus bleiben unverändert (Fig. 24). Die Endospermkerne sind in zwei Reihen den Wänden des Embryosacks angelagert und bilden außerdem eine dickere Schicht am Grunde des Embryosacks. Das Protoplasma zieht sich in zwei Strängen von dem Grund des Embryosacks bis an die stark vergrößerte Zelle des Embryoträgers. Nach Ausbildung des Endospermgewebes, die bei älteren Embryonen stattfindet, sind dessen obere Zellen von denen des Embryos

schwer zu unterscheiden, so dicht sind sie aneinander gelegt (Fig. 25). Bei noch nicht alten Embryonen liegen mehrere Endospermkerne von dichtem Plasma umgeben am Grunde des Embryosacks (Fig. 26). Man kann also annehmen, daß die stark vergrößerte Zelle die nötigen Nährstoffe für den Embryo durch die beiden von unten nach oben laufenden Endospermstränge absorbiert. Die an der Basis befindlichen Endospermkerne unterscheiden sich von den anderen, welche in beiden Strängen liegen. Es findet eine Chromatinanhäufung statt und außerdem wiederholt sich diese Erscheinung regelmäßig bei allen Embryosäcken mit etwas älteren Embryonen. Der Embryo selbst weicht in keiner Beziehung von dem normalen ab. Die Integumente werden bei der weiteren Entwicklung verdrängt, nur das innere bleibt in seinem oberen Teile lange unterscheidbar durch seine Zellen mit verdickten und dunkel sich färbenden Wänden. Bei mehreren gut isolierten Exemplaren wurden während längerer Zeit die männlichen Blüten abgeschnitten, um die Frage der Befruchtung zu untersuchen, da die Pollenschläuche auf den Präparaten schwer festzustellen waren. Die Samenentwicklung ist nicht eingetreten, also ist eine Befruchtung nötig. Die Samenbildung verläuft in ähnlicher Weise wie bei den anderen oben beschriebenen Urticaceen.

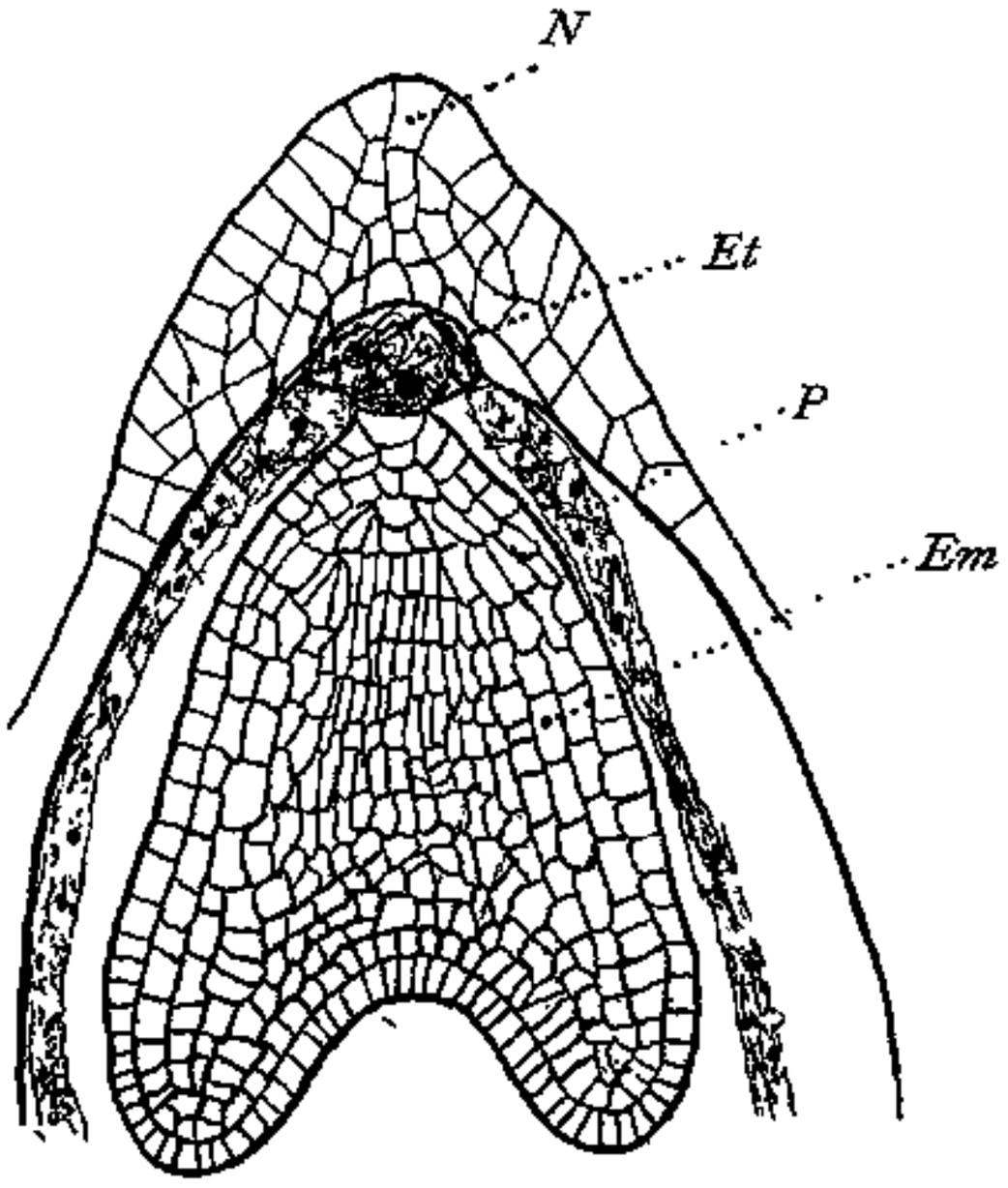


Fig. 25. Urtica pilulifera.
N Nucellus, *Et* Embryoträgerzelle, *P* Endosperm, *Em* Embryo.

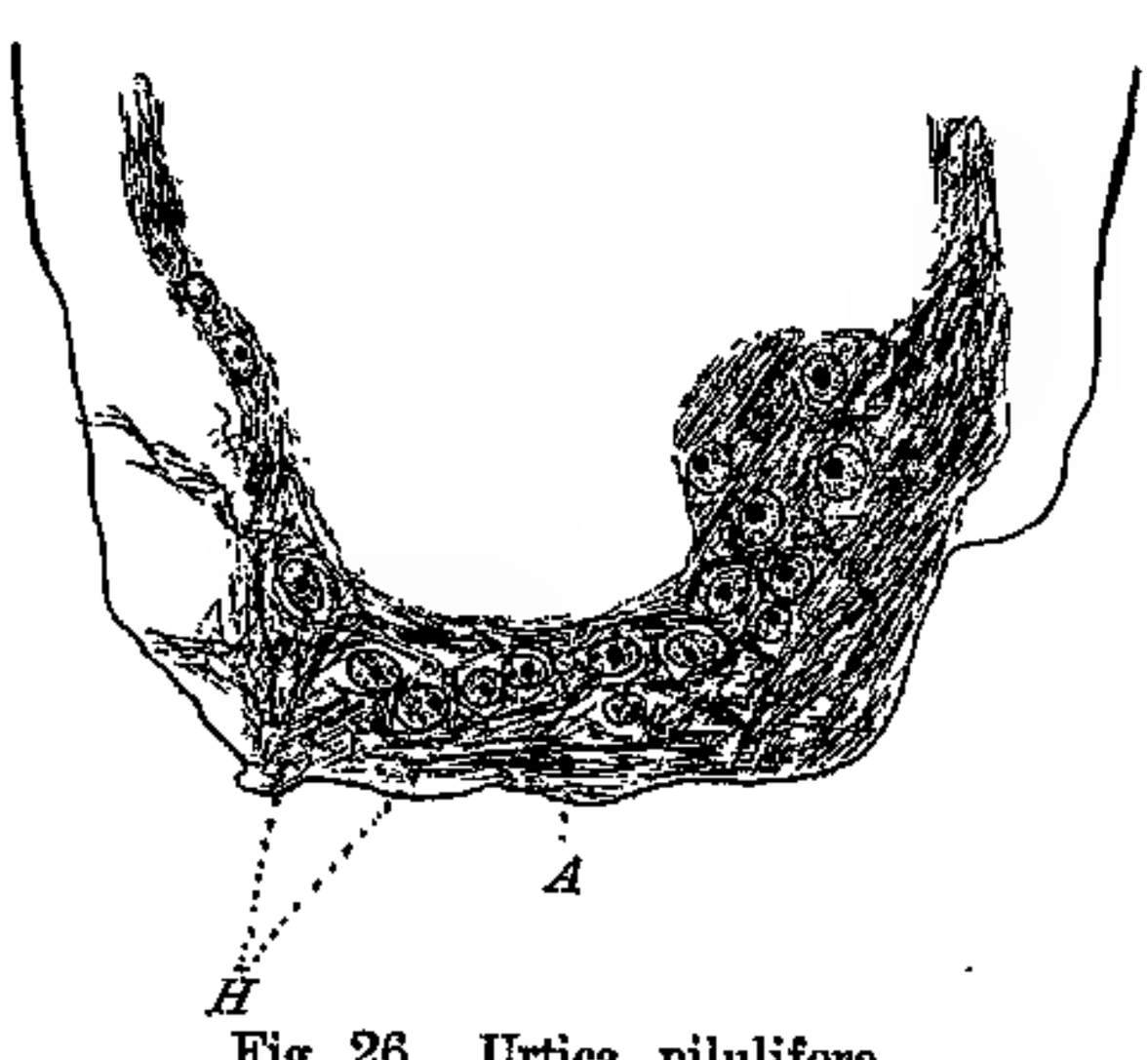


Fig. 26. Urtica pilulifera.
A Antipodaler Teil des Embryosacks, *H* Haustorialkerne.

Die Embryobildung geschieht bei allen Urticifloren in gewöhnlicher Weise. Die einzige Ausnahme in der ganzen Gruppe bildet

Urtica pilulifera, bei welcher die obere Zelle des Embryoträgers der etwas älteren Embryonen an Volumen mehr und mehr zunimmt. Diese Erscheinung ist bei den Pflanzen nicht selten. Goebel sagt: „die Funktion des Embryoträgers ist eine doppelte, einmal findet vorzugsweise hier die Aufnahme von Nährmaterialen statt, und wir sehen in Zusammenhang damit oft eine bedeutende Oberflächenvergrößerung eintreten, bei manchen Pflanzen Haustorienauswüchse auftreten.“ Daß wir hier die nämliche Erscheinung vor uns haben, das beweist die Anwesenheit von zwei mächtigen Plasmasträngen mit eingebetteten Endospermkernen. Eine ähnliche Erscheinung ist z. B. bei Alisma Plantago und Sagittaria variabilis vorhanden. Doch liegt ein Unterschied darin, daß bei diesen Pflanzen nach der ersten Teilung die obere Zelle für immer ungeteilt bleibt und direkt zu wachsen anfängt. Deshalb tritt die physiologische Bedeutung nicht so deutlich hervor, wie es bei Urtica pilulifera der Fall ist, bei welcher der Embryoträger aus zwei Zellen besteht und nur die obere viel später nach Ausbildung des Endosperms sich zu vergrößern und zu funktionieren beginnt.

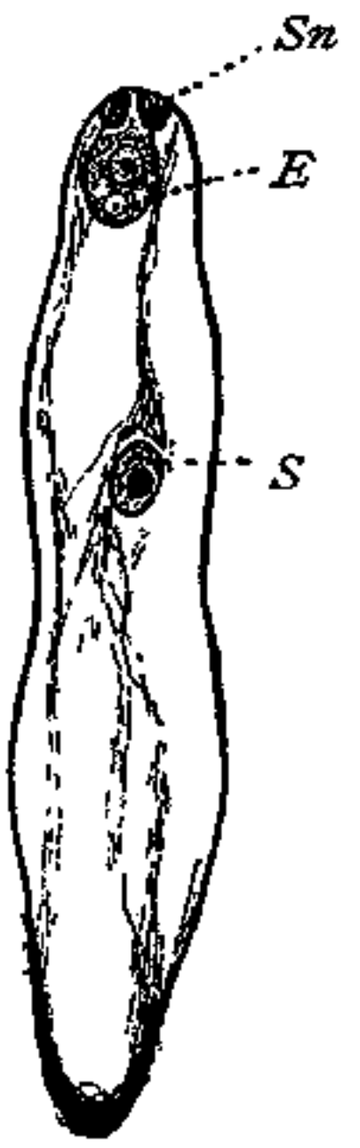


Fig. 27.
Urtica urens.
E Eizelle, *Sn* Synergiden, *S* sekundärer Embryosackkern.

Urtica urens.

Diese Pflanze weicht so wenig von den anderen Arten ab, daß ich sie nur im allgemeinen schildern möchte. Im reifen Embrosacke entwickelt sich die Eizelle, neben welcher die Synergiden (Fig. 27) liegen, zum Embryo, welcher normal ausgebildet ist. Beide Integumente sind wie gewöhnlich ausgebildet. Das innere aber verwächst schwach und bildet sogar eine Mikropyle (Fig. 28) wenigstens ist die letztere oft zu sehen bei den Samenanlagen, welche noch junge Embryonen erzeugen. Die einzige interessante Erscheinung ist eine Tendenz zur Ausbildung eines Haustoriums (Fig. 29). In unterem Teile des Embryosacks in der Mitte entsteht eine schwache Ausstülpung nach unten, welche aber nicht weiter fortschreitet. Im unteren Teile ist eine Anhäufung von Protoplasma sichtbar. Der Kern, der oberhalb der schwachen Ausstülpung liegt, ist etwas größer als die Nachbarkerne und besitzt nicht einen, sondern mehrere Nucleolen. Deshalb kann man diese Erscheinung, als eine Vorbereitung zur Haustoriumbildung ansehen, welche so deutlich bei Urtica cannabina hervortritt.

Pilea grandis und **Pilea nummulariaefolia.** Pilea grandis ist in ganz normaler Weise ausgebildet. Die ziemlich kleinen Fruchtknoten enthalten eine atrope Samenanlage mit zwei Integumenten, von welchen das innere vollständig verwächst, das äußere in seiner Entwicklung etwas zurückbleibt (Fig. 30). Der Embryosack entwickelt sich bis zur Ausbildung eines normalen Eiapparates (Fig. 30). Zur Teilung gelangt die Eizelle niemals, was darauf hinweist, daß sie eine Befruchtung nötig hat. Männliche Infloreszenzen entstehen viel später, wenn die

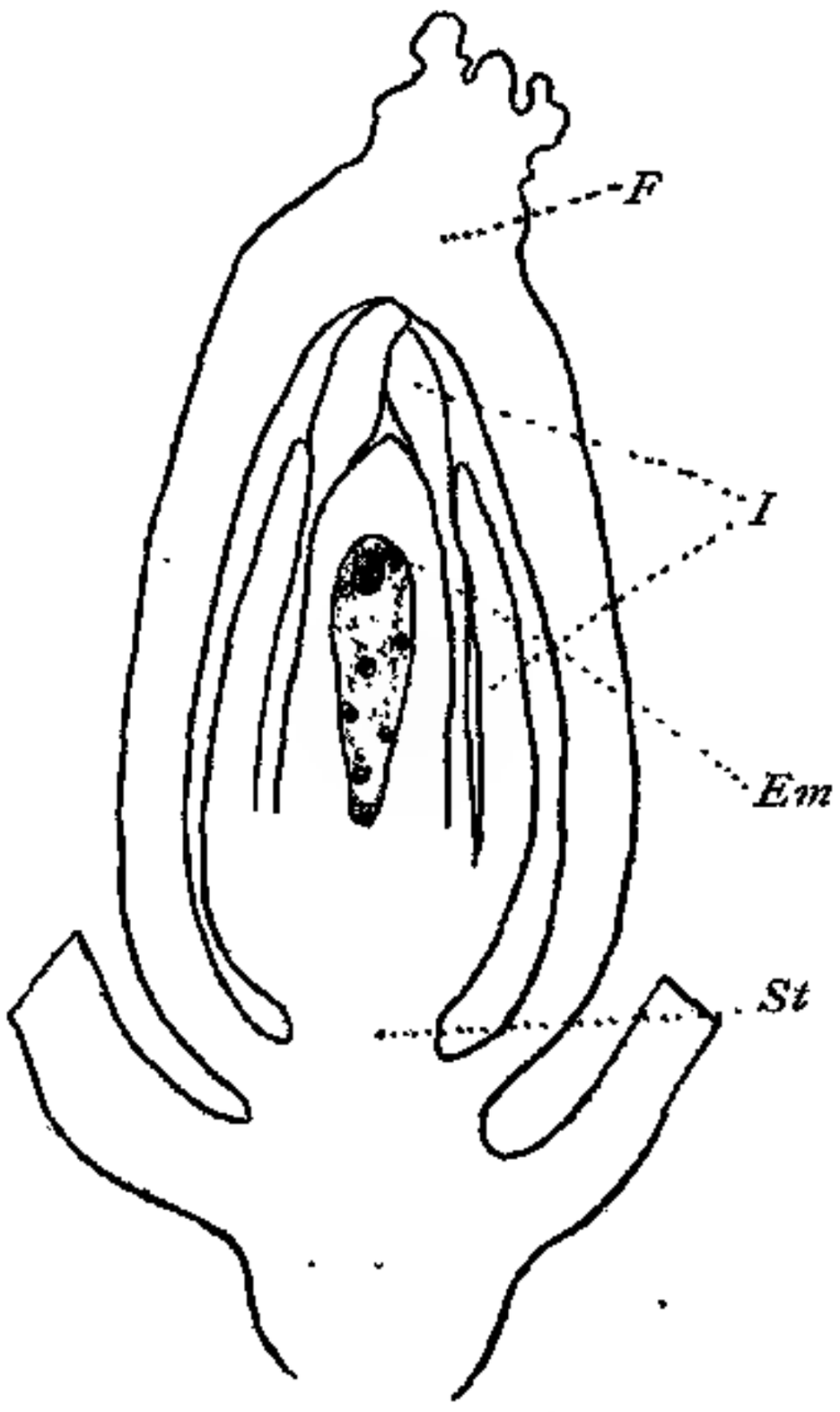


Fig. 28. Urtica urens.
F Fruchtknoten, *I* Integumente, *Em* zweizelliger Embryo, *St* Stiel.

Fig. 29. Urtica urens.
H Haustorium.

weiblichen schon zugrunde gegangen sind. Bei Pilea nummulariaefolia, bei welcher männliche und weibliche Blüten zu gleicher Zeit entstehen, wurden reife Samen und große Embryonen in den Embryosäcken gefunden. Man sieht aus diesen Beobachtungen, daß die beiden Pflanzen auf normale Weise zur Embryobildung gelangen.

Elatostema sessile.

Elatostema sessile war in den Gewächshäusern durch einige Exemplare vertreten, welche alle weiblich sind; männliche waren nicht vorhanden. Die weiblichen Individuen haben nur weibliche Blüten hervorgebracht, welche in Mehrzahl zur Fruchtbildung gelangten. Die

Köpfchen enthalten mehrere Fruchtknoten, wovon jeder eine atrope Samenanlage besitzt. In demselben Köpfchen sind Samenanlagen verschiedenen Alters. Während die einen junge Embryonen enthalten, sind die anderen noch auf ganz jungen Stadien stehen geblieben. Da die mikroskopische Untersuchung die Bildung der Embryonen ohne Befruchtung bestätigte, ist kein Zweifel an der parthenogenetischen Entwicklung dieser Pflanze vorhanden. Doch ist vielleicht die ganze Entwicklung bei keiner der anderen Urticaceen so deutlich typisch, als bei Elatostema sessile. Die junge Samenanlage, bei welcher nur das innere Integument zum Vorschein kommt, enthält die Archesporzelle

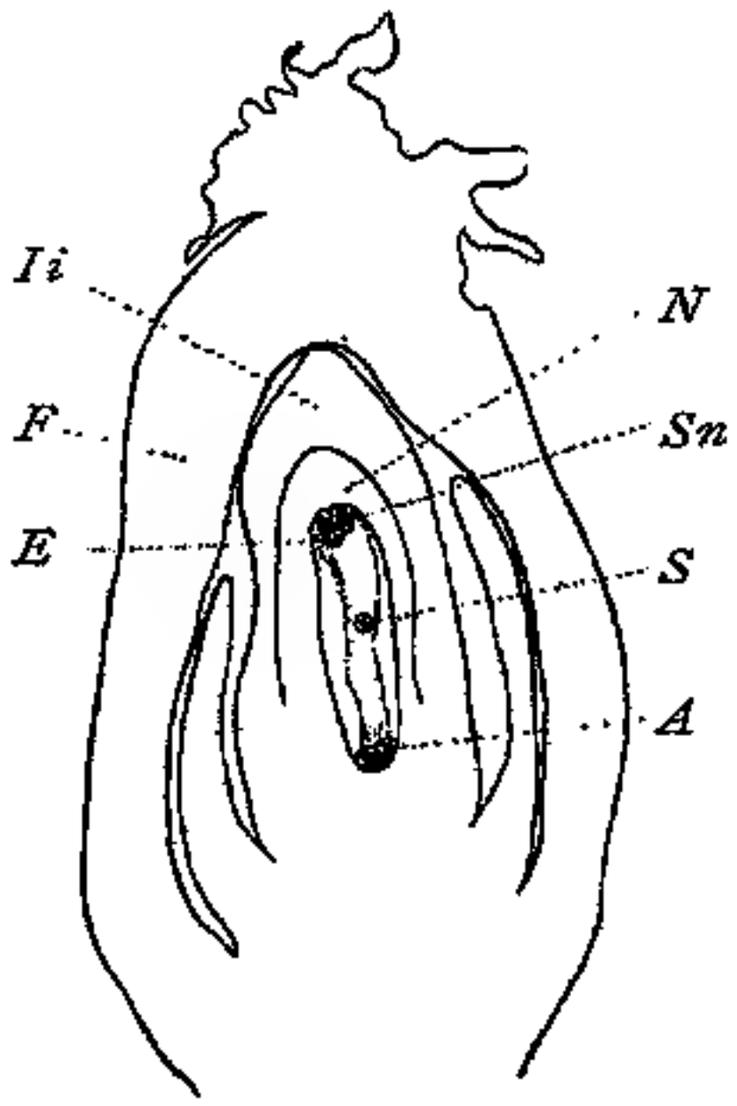


Fig. 30. Pilea grandis.
Ii inneres Integument,
F Fruchtknoten, *E* Eizelle,
N Nucellus, *Sn* Synergide,
S sekundärer Embryosackkern, *A* Antipoden.

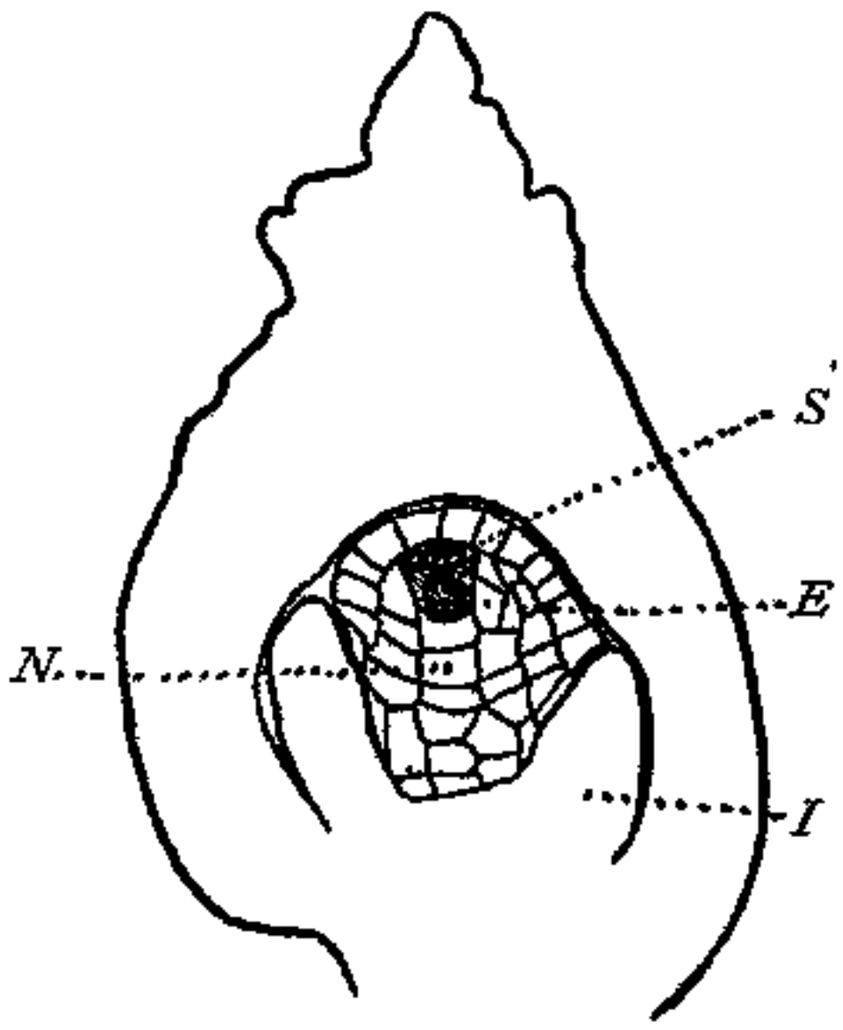


Fig. 31. Elatostema sessile.
N Nucellus, *S* Schichtzelle,
E Embryosackmutterzelle,
I Integument.

und die Schichtzelle (Fig. 31). Die letztere teilt sich mehrfach, was allgemein bei den Urticaceen geschieht, und senkt den Embryosack in die Mitte des Nucellus hinein. Eine Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle habe ich nicht beobachtet; wahrscheinlich entwickelt sich die Archesporzelle direkt zum Embryosack, was in der Weise geschieht, daß sich die Zelle nach unten verlängert und zwar so rasch, daß der Kern im oberen Teile liegen bleibt. Zu dieser Zeit wächst das innere Integument über den Nucellusscheitel und das äußere erreicht die halbe Höhe des inneren (Fig 32). Die folgenden Stadien außer der Vierkernigkeit des Embryosacks fehlen mir. Da aber der Embryosack streng typisch ausgebildet ist, unterliegt es keinem Zweifel, daß die ganze Entwicklung des Embryosacks bis zur Bildung des Eiapparates normal

verläuft. Die Eizelle ist groß und stark entwickelt, besitzt einen großen Kern mit einem Nucleolus und ist plasmareich. Beide Synergiden sind normal ausgebildet, wie es nie bei einer anderen Urticacee der Fall ist. Beide Polkerne sind ziemlich groß, jeder mit einem Nucleolus und ihre normale Lage ist immer dicht an dem unteren Teil der Eizelle (Fig. 33). Die drei Antipoden, welche deutlich zu sehen sind, weichen von dem Typus nicht ab. Wenn der Embryosack in diesen Zustand gelangt, teilt sich die Eizelle in einen zweizelligen Embryo und parallel damit verläuft die Endospermbildung (Fig. 34). Die Antipoden sind noch zu dieser Zeit vorhanden. Bei etwas größeren Embryonen gehen die Antipoden zugrunde, während die großen Endospermkerne sich über

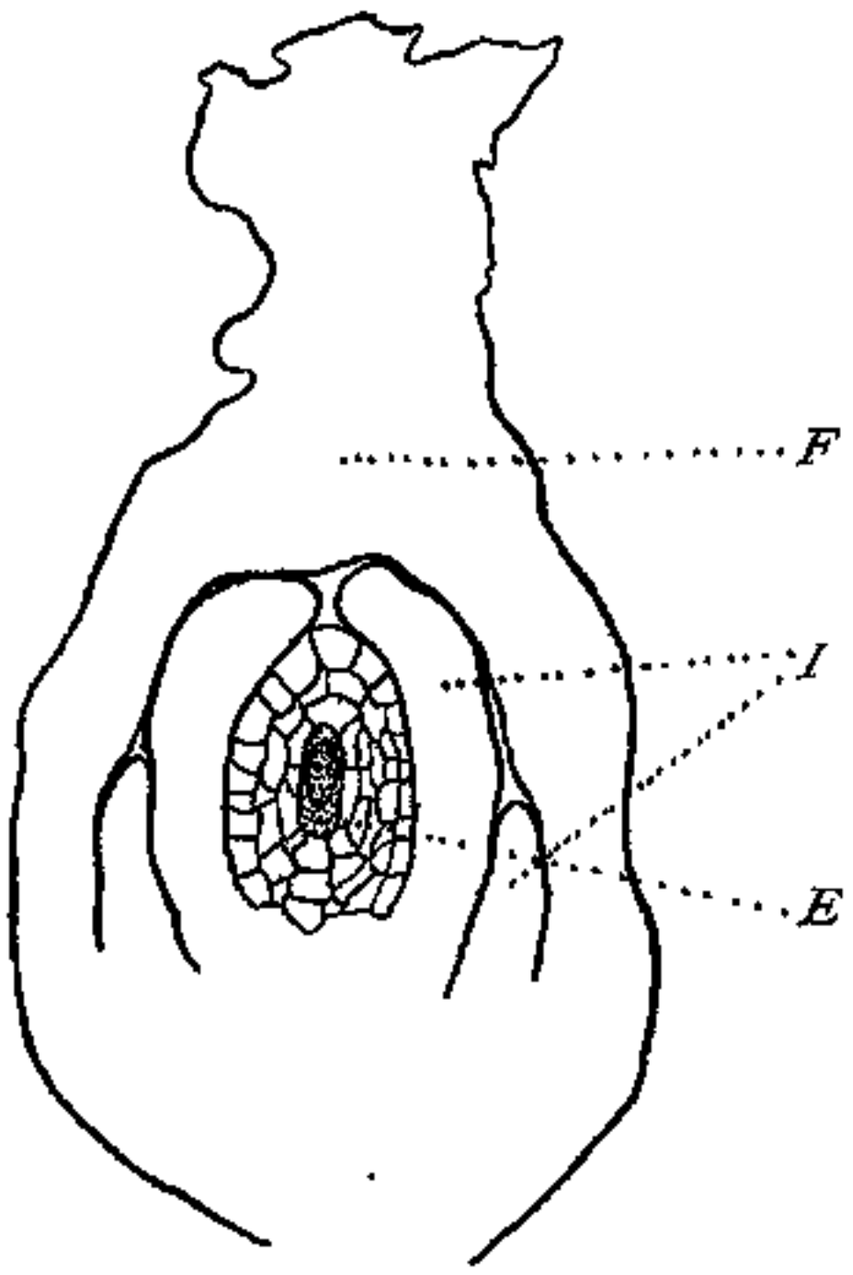


Fig. 32. Elatostema sessile.
F Fruchtknoten, *I* Integumente, *E* Embryosack.

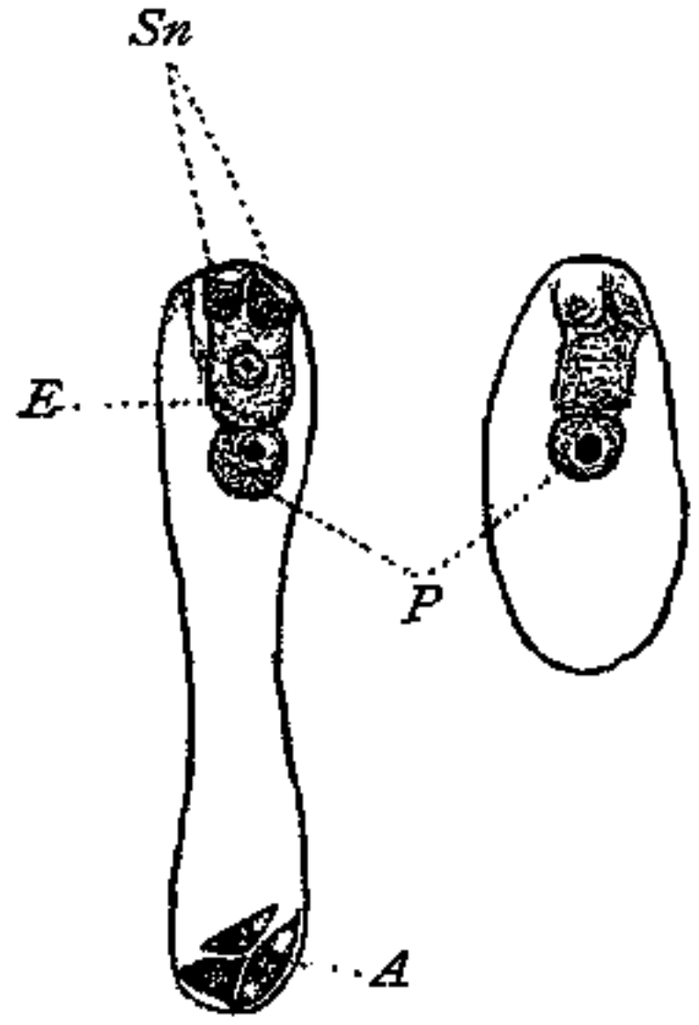


Fig. 33. Elatostema sessile.
E Eizelle; *Sn* Synergiden, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

den ganzen Embryosack zerstreuen (Fig. 35). Der Embryo wächst rasch heran und in kurzer Zeit ist die Samenbildung vollendet. Der Embryo weicht in keiner Beziehung von dem gewöhnlichen Typus ab (Fig. 35). Der Unterschied von den anderen Urticaceen besteht nur darin, daß die Zellen, wie die Kerne, viel größer als sonst sind. Zur Zeit der Reife des Embryosacks, d. h. derjenigen des Eiapparates, ist das innere Integument vollständig verwachsen und seine Zellen besitzen dicke Wände. Im oberen Teile verschmilzt das Integument mit der Fruchtknotenwand, die hier ein obturatorähnliches Gebilde darstellt (Fig. 36). Das äußere Integument bleibt in seiner Entwicklung stark zurück. Wie bei den anderen Urticaceen sind auch bei Elatostema

sessile an der Basis des Nucellus beide Gewebe vorhanden, welche mit der Ernährung in gewissem Zusammenhang stehen. In derselben Weise sind auch die unteren Zellen des inneren Integumentes ausgebildet. Was die Embryobildung anbelangt, möchte ich noch erwähnen, daß die Eizelle sich durch Teilung ohne jede Ruheperiode zum Embryo entwickelt, daß das Endosperm immer nur in kleiner Menge vorhanden ist, da es von dem Embryo vernichtet wird, was vielleicht als Folge des raschen Wachstums anzusehen ist. Außerdem entstehen die Embryonen nur aus der Eizelle. Kein einziger Fall von Polyembryonie oder einer Anomalie in der Bildung des Embryos wurde beobachtet, obwohl mehrere Hunderte von Embryonen untersucht wurden. Die reifen Samen wurden ausgesät und es keimten von ihnen 60. Alle

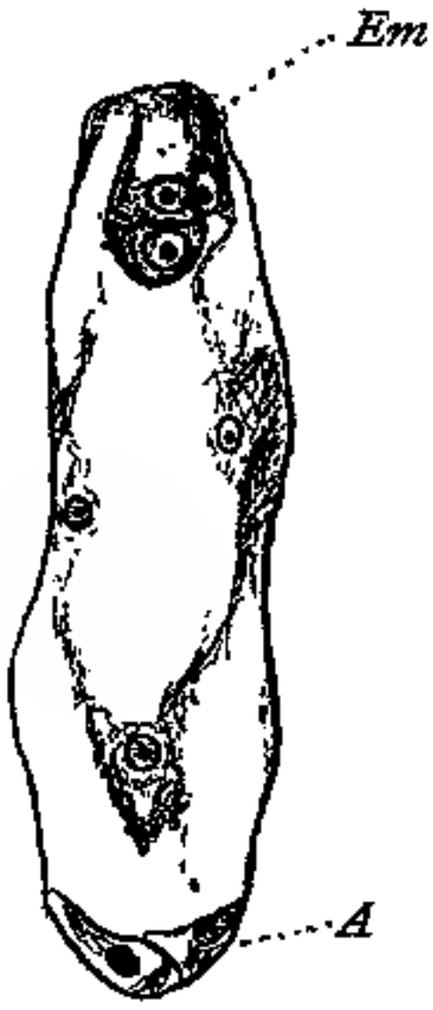


Fig. 34.
Elatostema sessile.
Em zweizelliger Embryo, *A* Antipoden.

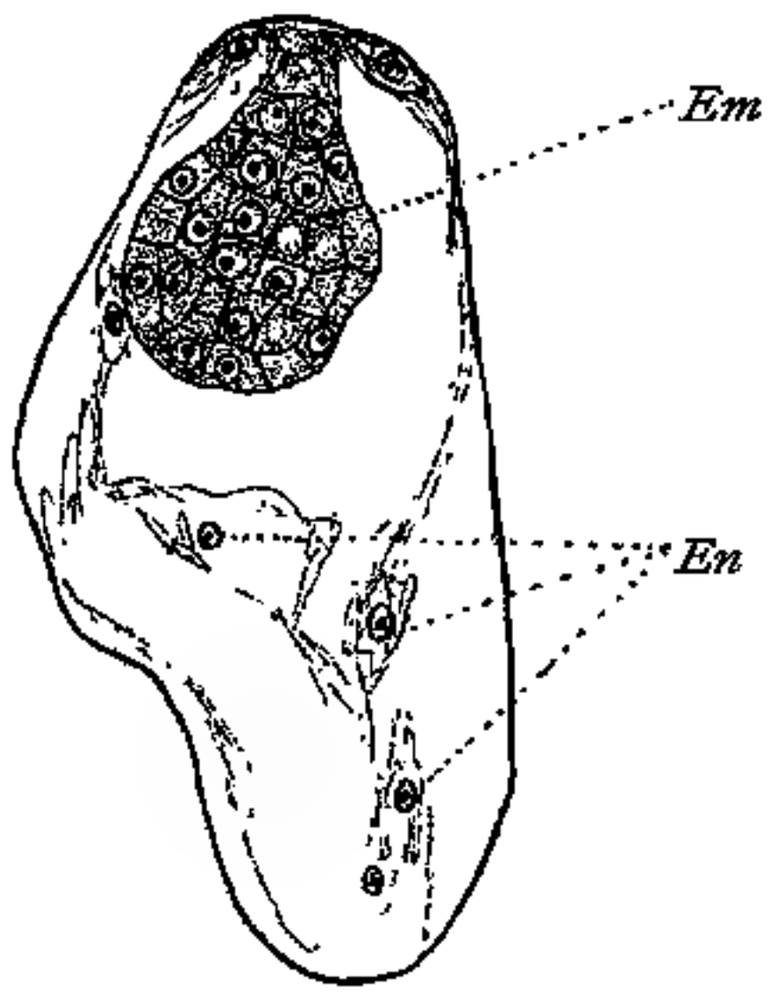


Fig. 35. Elatostema sessile.
Em Embryo, *En* Endospermkerne.

60 Exemplare haben geblüht und eine große Fruchtbarkeit gezeigt. Alle Exemplare waren ohne Ausnahme weiblich. Wir haben hier also die Erscheinung vor uns, daß eine Spaltung der Geschlechtsanlagen nicht vorhanden ist. Von den anderen parthenogenetischen Pflanzen weicht Elatostema sessile in der Beziehung ab, daß keine Anomalien vorhanden sind, obwohl sie bei Elatostema acuminatum (nach Treub) eine gewöhnliche Erscheinung sind.

In dem Vorhandensein von Parthenogenesis, wie in der Entwicklung des Fruchtknotens, der Integumente und der Samenanlage stimmen meine Beobachtungen über Elatostema sessile mit denjenigen von Treub vollständig überein. In der Entwicklung des Embryosacks und in der Embryobildung gehen die beiden Arten, Elatostema acu-

minatum und Elatostema sessile weit auseinander. Die Schichtzelle und die Embryosackmutterzelle konnte ich deutlich beobachten, aber von einer Tetradenteilung nichts sicheres feststellen, während Treubs Abbildungen dieselbe deutlich zeigen. Die bedeutendsten Unterschiede liegen in dem Embryosacke selbst. Elatostema acuminatum sagt Treub: „Nous avons dit qu' à partir de la présence de quatre noyaux le sac embryonnaire cesse de suivre le developpement normal... De véritables antipodes ne se differencient presque jamais, dans le cas de la fig. 4. Pl. VI il semblait y en avoir une. Enfin la formation d'un appareil sexuel normal est tout aussi rare. A titre de grande exception, j'ai representé dans les figures 6a et 6b de la même planche deux coupes successives d'un sac, ou il y 'avait un appareil sexuel à aspect normal. En revanche ce sac ne contenait pas d'antipodes mais seulement deux noyaux vers le milieu." Bei Elatostema sessile war es sehr leicht festzustellen, daß ein typisch normaler Eiapparat, drei Antipoden und die beiden Polkerne vorhanden sind. Bei keiner anderen Urticacee waren alle diese Teile des Embryosackes so deutlich zu sehen, wie bei Elatostema sessile. Was die Embryobildung anbelangt, so sagt Treub: „Dans les ovaires se transformant en fruits je n'ai pas vue une seule fois l'embryon prendre naissance d'une oosphère bien differencié. Tout ce qu'on peut dire, a mon avis c'est qu'un des noyaux du sac devient le point de départ de la formation d'un embryon. D'accord avec cela la position de l'embryon dans le sac est loin d'être fixe. Je ne crois pas m'écarter beaucoup de la réalité en disant que dans la moitié des cas l'embryon n'occupe pas le sommet du sac." Bei Elatostema sessile entstehen alle Embryonen nur aus der Eizelle, welche deutlich differenziert ist. Von einigen hundert Embryonen, welche ich auf meinen Schnittserien beobachtete, befanden sich alle an dem mikropylaren Ende des Embryosacks und die zweizelligen Embryonen zeigten deutlich ihre Entstehung aus der Eizelle. Kein einziger anormaler Fall von Embryobildung war zu beobachten. Auch andere Fälle der Anomalien, wie

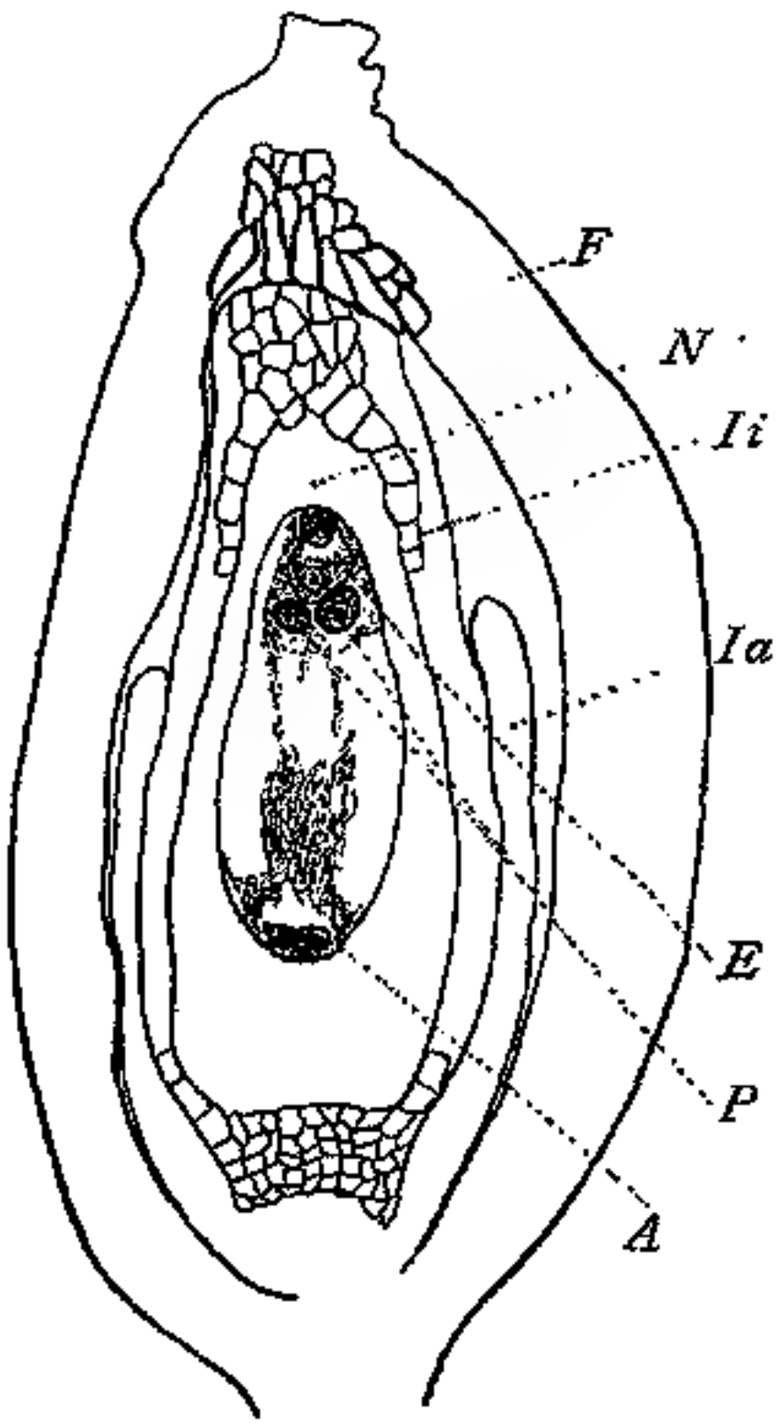


Fig. 36. Elatostema sessile.
F Fruchtknoten, *N* Nucellus,
Ii inneres, *Ia* äußeres Integument,
E Eizelle, *P* Pollenkerne,
A Antipoden.

eine Ausbildung von zwei Embryosäcken, kamen nicht zum Vorschein. Aus dem Gesagten kann man mit Wahrscheinlichkeit schließen, daß Elatostema acuminatum in ihrer parthenogenetischen Entwicklung große Reduktionen aufweißt, sogar den Verlust eines deutlich ausgebildeten Eiapparates und die Möglichkeit Embryonen aus verschiedenen Zellen des Embryosacks zu erzeugen, während Elatostema sessile noch ganz deutlich einen normalen Embryosack beibehalten hat und noch keine Folgen den parthenogenetischen Entwicklung aufweist. Die beiden Polkerne, welche ziemlich groß sind, bleiben getrennt. Sie legen sich dicht an den unteren Rand der reifen Eizelle an und teilen sich wahrscheinlich ohne vorher zu verschmelzen. Ähnliche Bilder sind von Juel bei Antennaria alpina beschrieben worden. Das ist die einzige Abweichung, welche die Einwirkung der Parthenogenesis verursacht hat. Außerdem beobachtete ich eine parthenogenetische Embryobildung bei Dorstenia Drakeana und Dorstenia contrayerva, welche unten ausführlicher beschrieben werden. Charakteristisch ist für die Pflanzen eine große Zahl von Antipoden, welche später zugrunde gehen. Eine ähnliche Erscheinung unter der parthenogescetischen Pflanzen besteht bei Antennaria alpina.

Bis jetzt ist Parthenogenesis bei folgenden Pflanzen festgestellt:

Balanophoraceae	(Balanophora globosa, Bal. elongata, Helosis guyanensis). (Chalazogamie.)
Compositae	(Taraxacum-Arten, Hieracium-Arten, Antennaria alpina).
Cucurbitaceae	(Bryonia dioica). (Chalazogamie.)
Halorrhagidaceae	(Gunnera chilensis).
Liliaceae	(Dasylirion acrotrichum?).
Moraceae	(Ficus hirta, Dorstenia drakeana, Dorst. contrayerva) (vielleicht Chalazogamie).
Ranunculaceae	(Thalictrum purpurascens).
Rosaceae	(Alchemilla-Arten) (Chalazogamie).
Thymeleaceae	(Wikstroemia indica).
Urticaceae	(Elatostema acuminatum, El. sessile).

Aus dieser Tabelle sehen wir, daß diese Pflanzen vielen sowohl in systematischer, wie auch anderer Beziehung verschiedenartigen Familien angehören und deshalb kann von einer phylogenetischen Auffassung der Erscheinung keine Rede sein. Wir können aber, wie es mir scheint, einige für alle diese parthenogenetischen Planzen allgemeine Merkmale feststellen. Ich wollte hier auf eine Tendenz bei den parthenogenetischen Pflanzen hinweisen, die darin besteht, die verschiedenen Eigenschaften der einzelnen Embryosackzellen auszugleichen und somit eine Vereinfachung der Embryobildung herbeizuführen. Wir haben gesehen, daß Elatostema sessile und Elatostema acuminatum in der Embryo-

bildung von einander abweichen. Während bei Elastostema sessile der Embryosack seine typische Gestalt beibehalten hat und der Embryo ausnahmslos aus der Eizelle sich entwickelt, kommt es bei Elatostema acuminatum nicht mehr zur Ausbildung des Eiapparates, sondern der Embryo kann aus fast jeder Zelle des Embryosacks entstehen. Bei Elatostema sessile hat also die Eizelle alle ihre Eigenschaften beibehalten; Elatostema acuminatum hat in ihrer Entwicklung eine Reduktion erfahren. Bei Alchemilla-Arten ist außer der Tatsache, daß der Embryo nicht nur aus der Eizelle entstehen kann, deutlich die schwächere Abgrenzung der Antipoden von den Polkernen zu sehen; es sind also hier alle Zellen schon weniger differenziert. Bei Balanophora elongata, globosa und Helosis guyanensis ist die Reduktion bis zum Verlust des Eiapparates und noch anderer Zellen fortgeschritten und alle Funktionen besorgt mit Erfolg nur der obere Polkern. Wir sehen also, daß einige parthenogenetische Pflanzen den typischen Embryosack besitzen, bei anderen ist eine Neigung vorhanden, die Differenzen der einzelnen Zellen im Embryosack verschwinden zu lassen, d. h. die am spätesten in ihrer Entwicklung erworbenen Merkmale verschwinden bei der Reduktion zuerst. Hierher gehören bei der Eizelle der Verlust ihrer spezifischen, morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Die Reize, welche sie in erster Reihe zur Embryobildung veranlaßt haben, sind jetzt von ihren Konkurrenten, den Synergiden und Antipoden, in derselben Weise verwendet worden. Zuletzt verschwinden die Unterschiede zwischen dem Polkern und den anderen Zellen, wie es bei Balanophora der Fall ist. Auffallend ist die Erscheinung, daß nur ein Polkern das Endosperm und den Embryo bildet, weil er als Äquivalent der anderen Zellen keine Verschmelzung mit dem anderen Polkerne, welcher zugrunde geht, braucht. Bei parthenogenetischen Pflanzen existiert also wegen der somatischen Zahl der Chromosomen eine Vorbedingung zum Ausgleich der Verschiedenheiten der Eizelle und der anderen Embryosackzellen. Es bleiben aber noch viele andere nicht weniger wichtige Eigenschaften übrig, welche noch lange Zeit eine Differenz der Eizelle von den anderen Zellen des Embryosacks bedingen; allmählich heben sich diese Eigenschaften auf und kann dieser Ausgleich bis zu der Reduktion auf einen einzigen funktionierenden Kern fortschreiten.

Laportea moroides.

Die junge Samenanlage, bei welcher die beiden Integumente kaum angedeutet sind, zeigt gewöhnlich in der vierten Reihe eine Embryosackmutterzelle. In letzterer, obwohl von bedeutenderer Größe als die angrenzenden Zellen, sind keine cytologischen Einzelheiten zu

unterscheiden. Die typische Tetradenteilung zu beobachten ist mir nicht gelungen, nur die erste Teilung war einigemale sichtbar. Die untere Tochterzelle entwickelt sich in diesem Falle zum Embryosack (Fig. 37). Der primäre Embryosackkern teilt sich in gewöhnlicher Weise und kommt so zur Entwicklung des Eiapparates. Dieser ist dadurch bemerkenswert, daß seine Zellen im Vergleich zu den vegetativen Zellen der Pflanze außerordentlich klein sind. Deshalb ist ein klares Bild des Eiapparates nicht vorhanden. Die drei Antipoden, der sekundäre Embryosackkern und die Eizelle sind wie bei allen anderen Urticaceen normal ausgebildet, Synergiden fehlen. Die Eizelle fängt an sich zu teilen und führt zur Entwicklung des Embryos. Gleichzeitig beginnt die Bildung des Endosperms und der Embryosack vergrößert sich. In einer Beziehung weicht die Embryoentwicklung ab. Entweder besitzt der Embryo Zellen und Kerne von für die Urticaceen normaler Größe und in diesem Falle sind auch die Endospermkerne normal, oder der Embryo ist sehr klein, obwohl nach seiner Form zu beurteilen die Stadien seiner Entwicklung nicht so jung waren. Dann sind seine Zellen und Kerne außerordentlich klein, die Membranen der Zellen fast unsichtbar. Die Endospermkerne, die sehr regelmäßig in Reihen geordnet sind, erinnern ihrer Größe nach gar nicht an die der obenerwähnten großen Embryonen, bei welchen die Endospermkerne über den ganzen Embryosack zerstreut sind (Fig. 38—39). Der sekundäre Embryosackkern verschmilzt, wie bei vielen anderen Urticaceen, bei der Embryobildung. Die beiden Integumente bilden sich frühzeitig aus, wachsen aber langsam nach oben. Das äußere gelangt niemals zum oberen Teil des Nucellus und bleibt wie bei den meisten

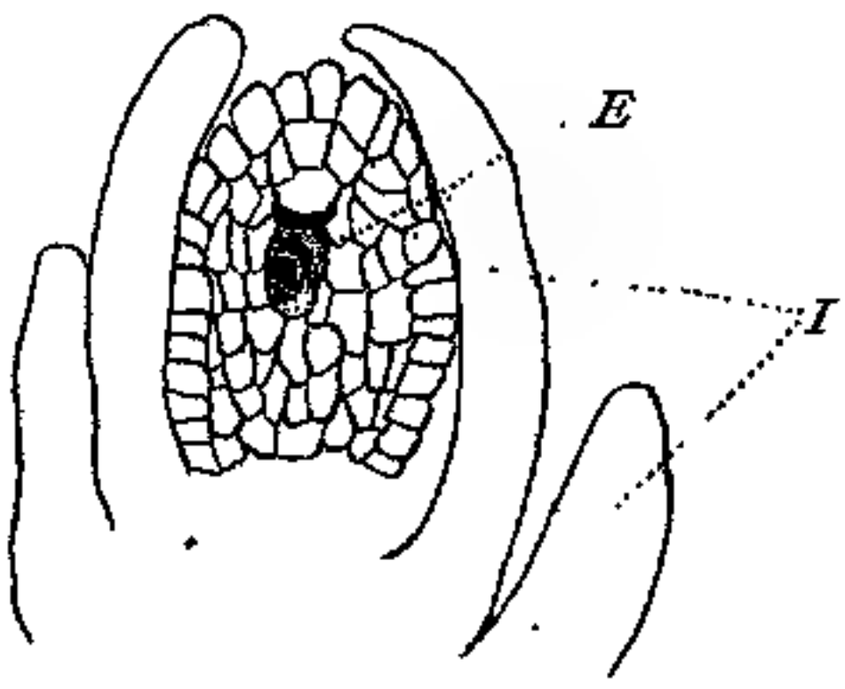


Fig. 37. Laportea moroides.
I Integumente, *E* junger Embryosack.

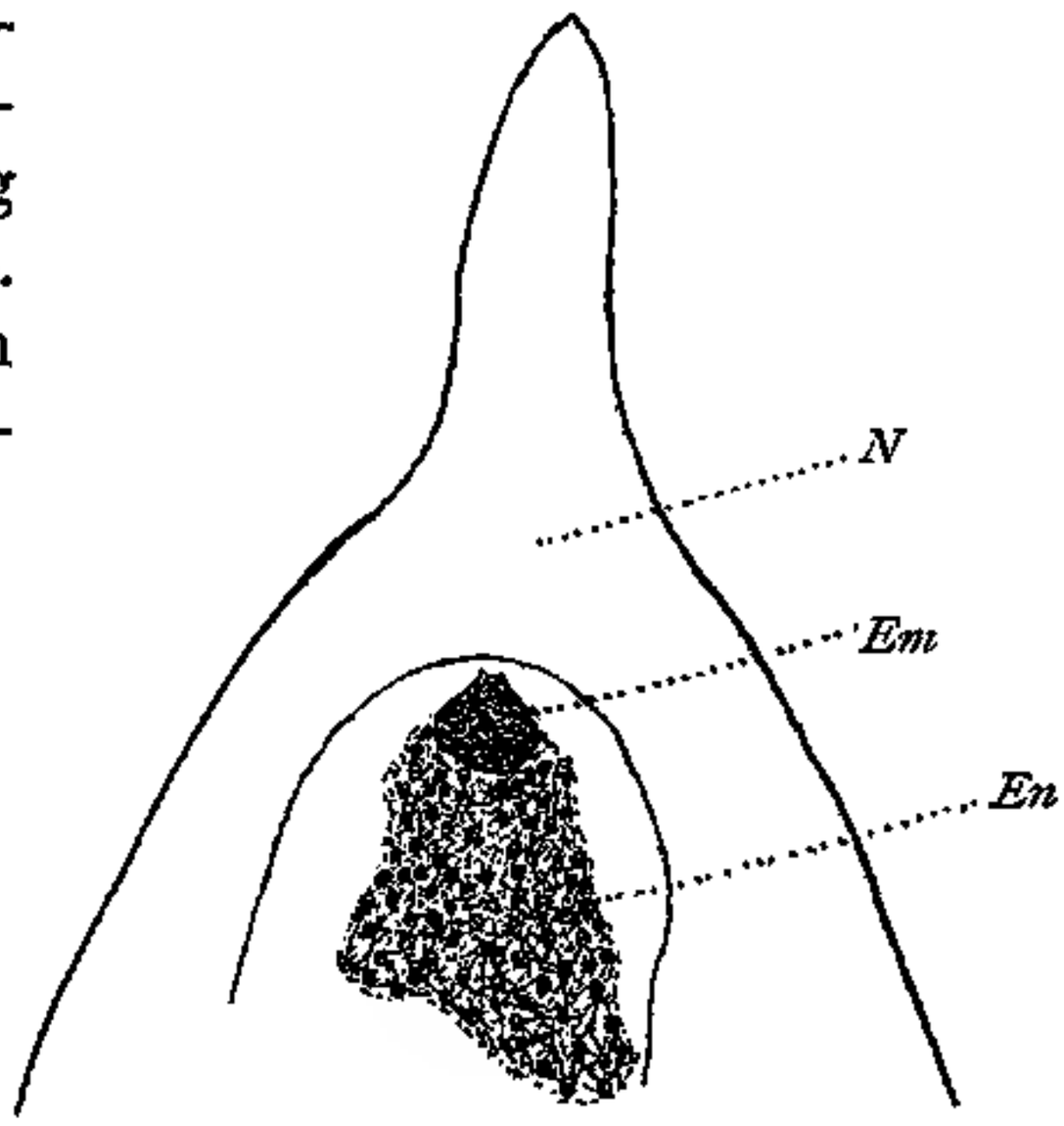


Fig. 38. Laportea moroides.
N Nucellus mit Integumenten,
Em Embryo, *En* Endosperm.

Urticaceen in seiner Entwicklung zurück. Das innere Integument wächst rascher und erreicht zu der Zeit der Embryobildung die Fruchtknotenwand an der Stelle, von der sich der Griffel erhebt (Fig. 40). Ein Verwachsen der Mikropyle findet nicht statt, aber bei weiterer Entwicklung stellt das innere Intugement ein lockeres geflechtartiges Gebilde dar (Fig. 41) und bleibt in diesem Zustande bis zur Embryobildung. Zu dieser Zeit tritt im unteren Teile dieser schnabelförmigen Bildung eine Verdickung der Zellmembranen ein und schreitet nach oben fort. Bei den Samenanlagen mit großen Embryonen ist dieses Rostrum in der Fruchtknotenwand noch scharf genug abgegrenzt. Die Integumente bestehen, wie gewöhnlich bei Urticaceen aus zwei Schichten.

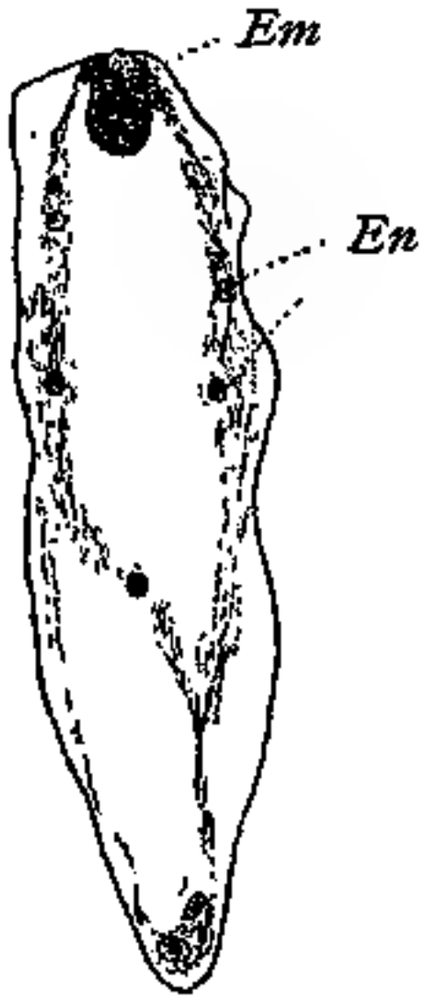


Fig. 39.
Laportea moroides.
Em Embryo,
En Endospermkerne.

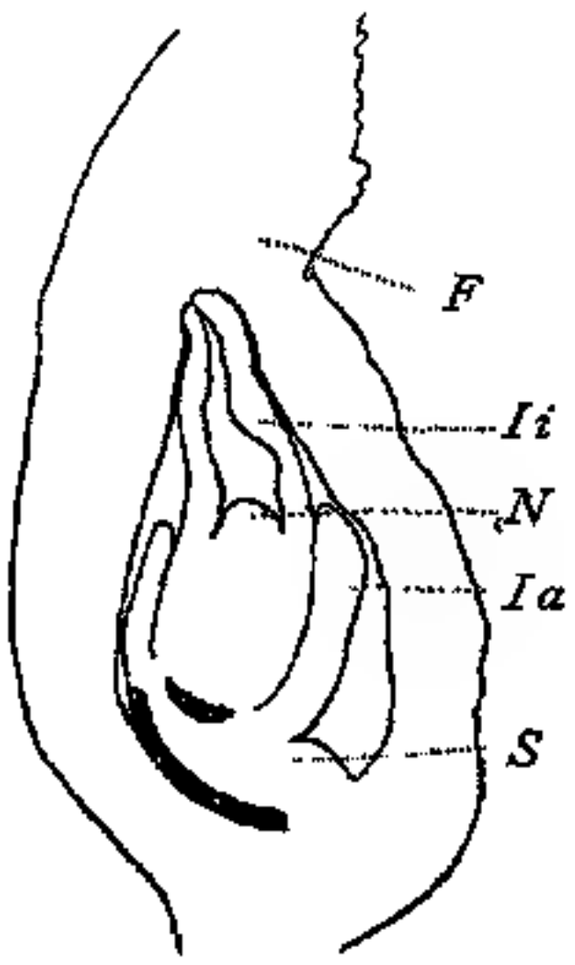


Fig. 40.
Laportea moroides.
F Fruchtknoten,
Ii inneres Integument,
N Nucellus, *Ia* äußeres Integument, *S* Stiel.

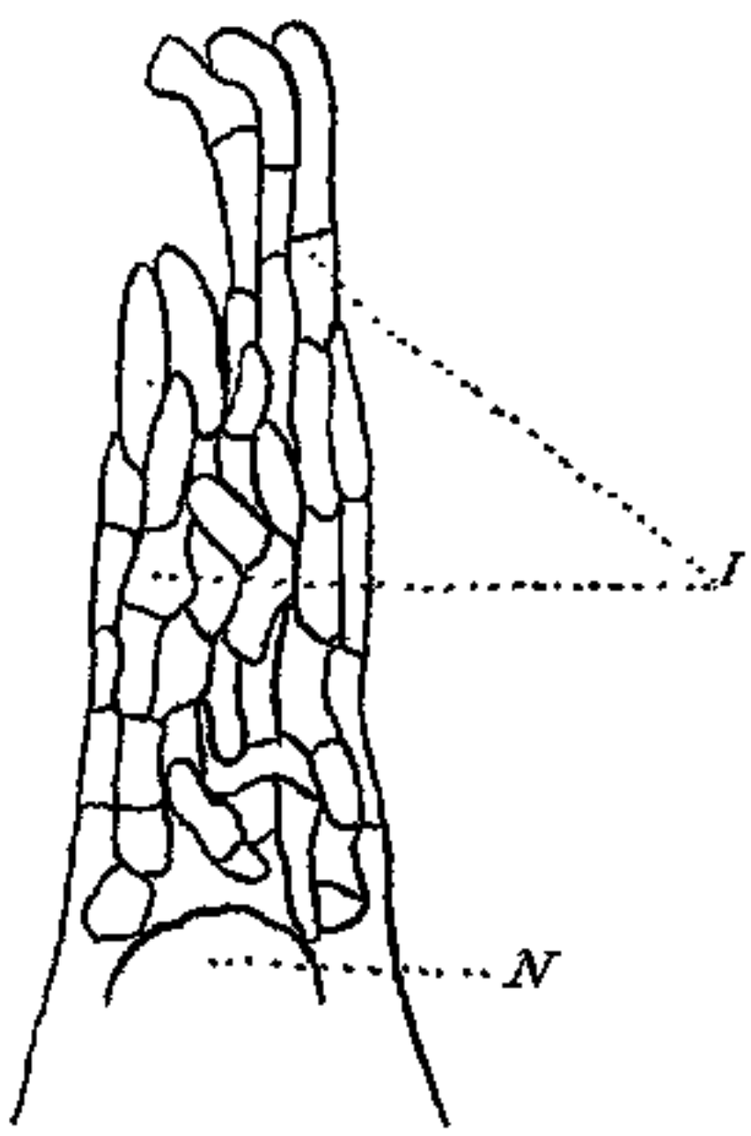


Fig. 41. Laportea moroides.
I inneres Integument,
N Nucellus.

Durch Zusammentreffen des inneren Integumentes über dem Nucellus entsteht ein Raum, welcher auf der unteren Seite vom Nucellusscheitel abgeschlossen wird. Der ganze Fruchtknoten ist asymmetrisch. Man kann eine mehr gebogene und eine weniger stark gebogene Seite unterscheiden. Der lange Griffel ist bei jungen Stadien gerade gestreckt und erfährt nur in der Nähe des Fruchtknotens eine Krümmung. An dieser Stelle treffen wir 3—5 Raphiden, welche den Griffelkanal verstopfen. Daneben sehen wir Verdickungen der Zellmembranen. Die Fruchtknotenwand besteht aus vier Schichten. Die ganze Samenanlage sitzt auf einem Stiel, welcher im unteren Teil eine Biegung in der Richtung der stärker gekrümmten konvexen Seite ausführt und die Krümmung der ganzen Samenanlage verursacht. Der gekrümmte Stiel legt sich mit seiner ausgestülpten Seite dicht an die konvexe Seite der

Fruchtknotenwand; auf der anderen Seite entsteht ein Hohlraum, welcher von unten durch den Stiel, von oben von dem äußeren Integument und von außen von der inneren Seite der konkaven Fruchtknotenwand gebildet wird. Die äußere Schicht des Stiels bildet auf seiner breiten Konvexseite eine kurze Reihe von Zellen mit verdickten Membranen. Im basalen Teile des Nucellus zeigen sich wieder die eigentümlichen Gewebe, welche schon oben beschrieben wurden, aber in nicht so aus gesprochener Weise. Die Krümmung ist stark ausgebildet selbst in solchen Fällen, wo das innere Integument den Griffelteil der Fruchtknotenwand noch nicht erreicht hat. Deshalb ist als Ursache der Einkrümmung des Stiels nicht der mechanische Druck anzusehen, welchen der obere Teil des Fruchtknotens während des raschen Wachstums der ganzen Samenanlage auf dieselbe ausübt. Einen Pollenschlauch zu finden war mir unmöglich. Wenn zwei- oder dreimal farblose Bilder wahrnehmbar waren, befanden sie sich alle im „Rostrum“ des inneren Integuments, wo solche Bilder wahrscheinlich nur durch Ineinandergreifen der dort liegenden langgestreckten Zellen entstanden waren. Bei der Samenbildung verlängert sich das Rostrum und scheint vertrocknet zu sein. An den Seiten bilden sich die Integumente um zu einer dünnen strukturlosen Haut. Von dem Nucellus bleibt nur eine Schicht. An der Basis ist er etwas deutlicher zu sehen. Die basalen Gewebe bleiben erhalten (Fig. 42).

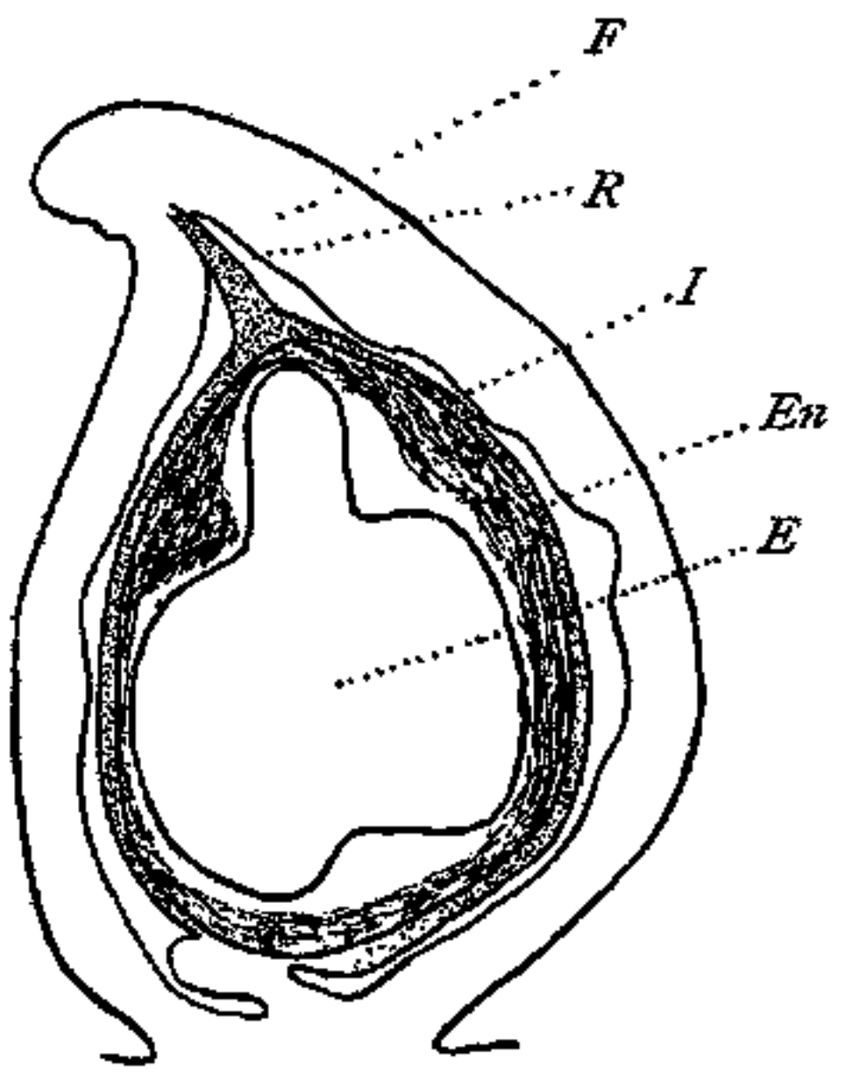


Fig. 42. Laportea moroides.
F Fruchtknoten, *R* „Rostrum“,
I Haut, *En* Endosperm, *E* Embryo.

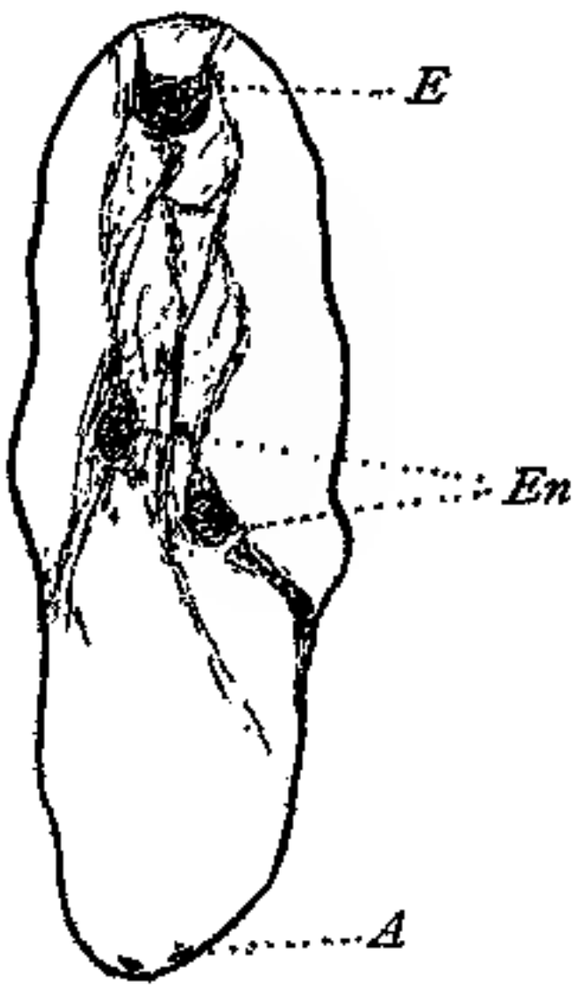


Fig. 43. Urera baccifera.
E Eizelle, *En* Polkerne,
A Antipoden.

Urera baccifera.

In meinen Präparaten beobachtete ich nur die älteren Stadien der Pflanze. Die Samenanlagen besaßen einen Embryosack mit für die Urticaceen normalem Eiapparat, d. h. die Eizelle ohne Synergiden, die beiden Endospermkerne und kleine Antipoden (Fig. 43). Die letzteren sind so klein, daß ihre Zahl schwer festzustellen war (Fig. 43), aber

sie übersteigt wahrscheinlich nicht drei. Der Fruchtknoten besitzt eine konvexe und eine konkave Seite mit einseitig gebogenem Griffel (Fig. 44). Die Samenanlage ist wegen der Asymmetrie des Fruchtknotens etwas eigenartig ausgebildet. Sie sitzt auf einem kurzen Stiel in ähnlicher Weise, wie bei Laportea moroides und ist wegen ihrer starken Krümmung ganz auf die von außen konvexe Seite des Fruchtknotens verschoben. Die Samenanlage selbst ist gerade getreckt. Die beiden Integumente, welche gut entwickelt sind, sind nach oben gerichtet und verwachsen niemals (Fig. 45). Das Innere überdeckt den Nucellus und bildet eine

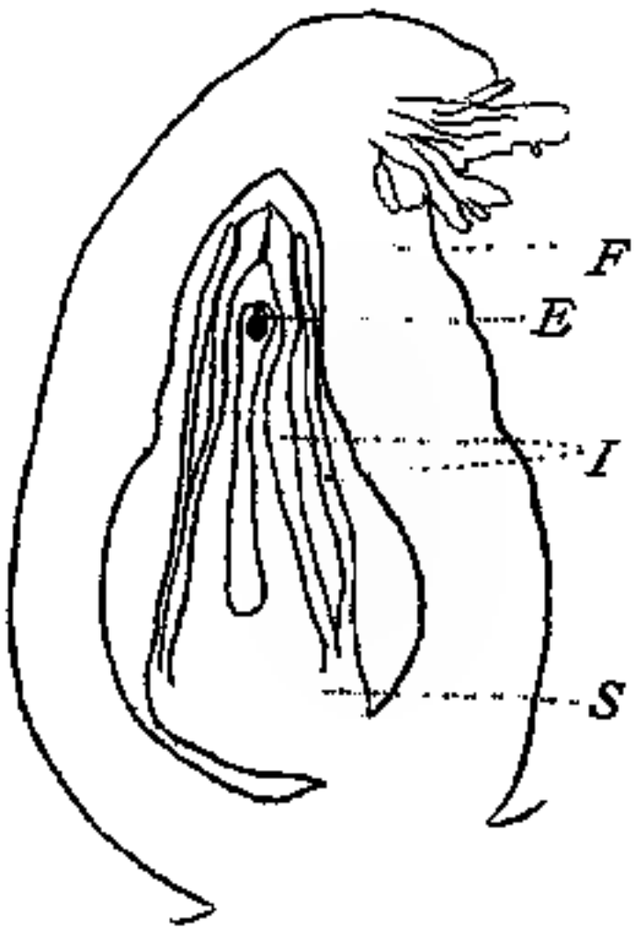


Fig. 44. Urera baccifera.
F Fruchtknoten, *E* Embryo, *I* Integumente, *S* Stiel.

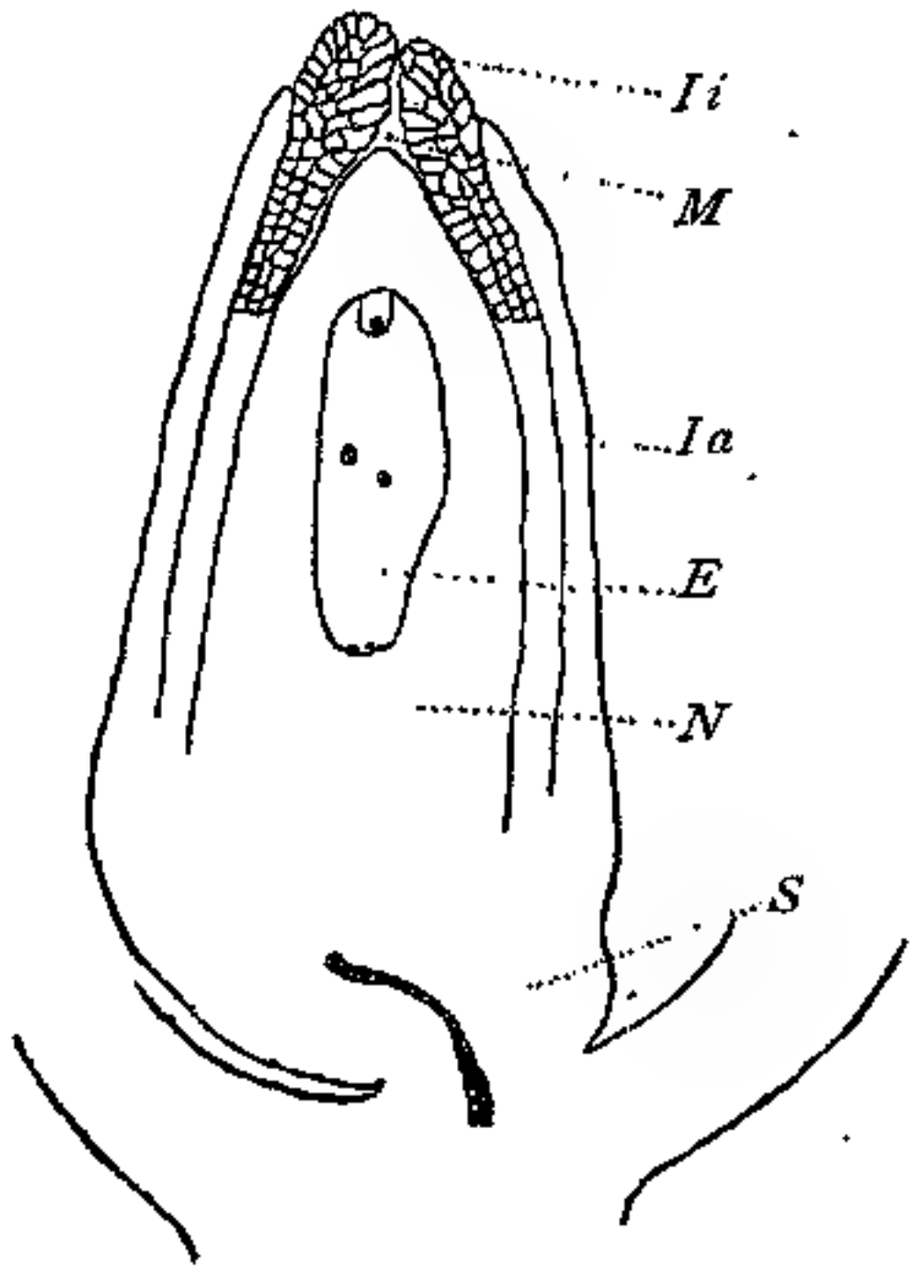


Fig. 45. Urera baccifera.
Ii Inneres Integument, *M* Mikrophile, *Ia* äußeres Integument, *E* Embryosack, *N* Nucellus, *S* Stiel.

deutliche Mikropyle. Das äußere Integument erreicht fast die Höhe des inneren und bleibt unabhängig von dem letzteren. Die Eizelle entwickelt sich zu einem normalen Embryo. Gleichzeitig damit entsteht das Endosperm. Weiter hat die Pflanze nichts Interessantes geboten.

Parietaria officinalis.

Im allgemeinen ist bei Parietaria officinalis der Fruchtknoten und die Samenanlage von denen der anderen Urticaceen nicht abweichend. Der Fruchtknoten ist von den Perigonblättern dicht umhüllt und läßt nur den Griffel mit der Narbe frei, welche bei den älteren Fruchtknoten abfällt. Die ganze Erscheinung erinnert an diejenige von Urtica pilulifera. Der Embryosack enthält einen gewöhnlichen Eiapparat. Das Endosperm entwickelt sich früher als die Eizelle sich teilt (Fig. 46).

Der Embryo, welcher in gewöhnlicher Weise ausgebildet ist, liegt in der Mitte eines gut entwickelten Endospermgewebes, welches an den Wänden haftet und in der Mitte des Embryosacks einen Hohlraum bildet. Der Embryosack ist auf diesem Stadium etwas gekrümmt. Die Samenanlage, welche einen noch jungen Embryosack hat und von zwei noch nicht verwachsenen Integumenten umgeben ist, erfüllt nur einen kleinen Teil des Fruchtknotenraums; letzterer macht schon zu dieser Zeit den Eindruck einer reifenden Frucht (Fig. 47). In Wirklichkeit aber ist die Samenanlage und der Embryosack noch nicht reif. In diesem Stadium beginnt der untere Teil der Samenanlage eine starke Krümmung auszuführen. Die Biegung ist so groß, daß das äußere Integument auf der einen Seite auf die Fruchtknotenwand stößt. Dann beginnt das äußere Integument stark zu wachsen und in kurzer Zeit überholt es das innere. Dieses verwächst über dem Nucellus und das äußere ebenfalls, aber

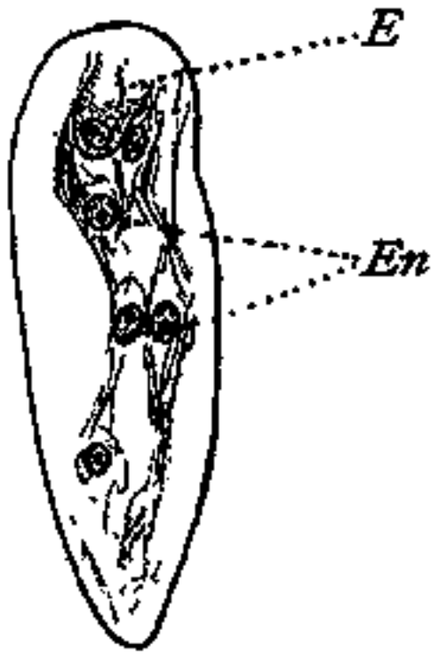


Fig. 46.
Parietaria officinalis.
E Eizelle, *En* Endospermkerne.

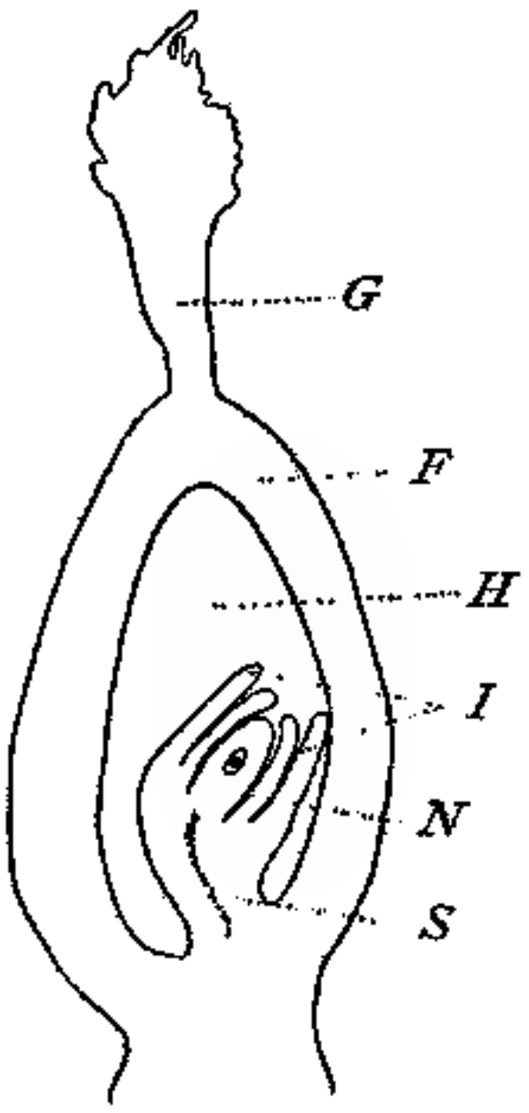


Fig. 47.
Parietaria officinalis.
G Griffel, *F* Fruchtknoten, *H* Hohlraum, *I* Integumente, *N* Nucellus, *S* Stiel.

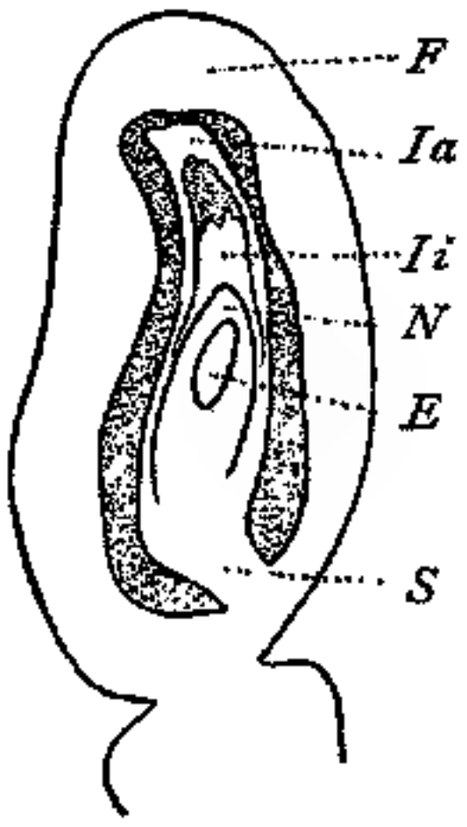


Fig. 48.
Parietaria officinalis.
F Fruchtknoten,
Ia äußeres,
Ii inneres Integument. *N* Nucellus,
E Embryosack,
S Stiel.

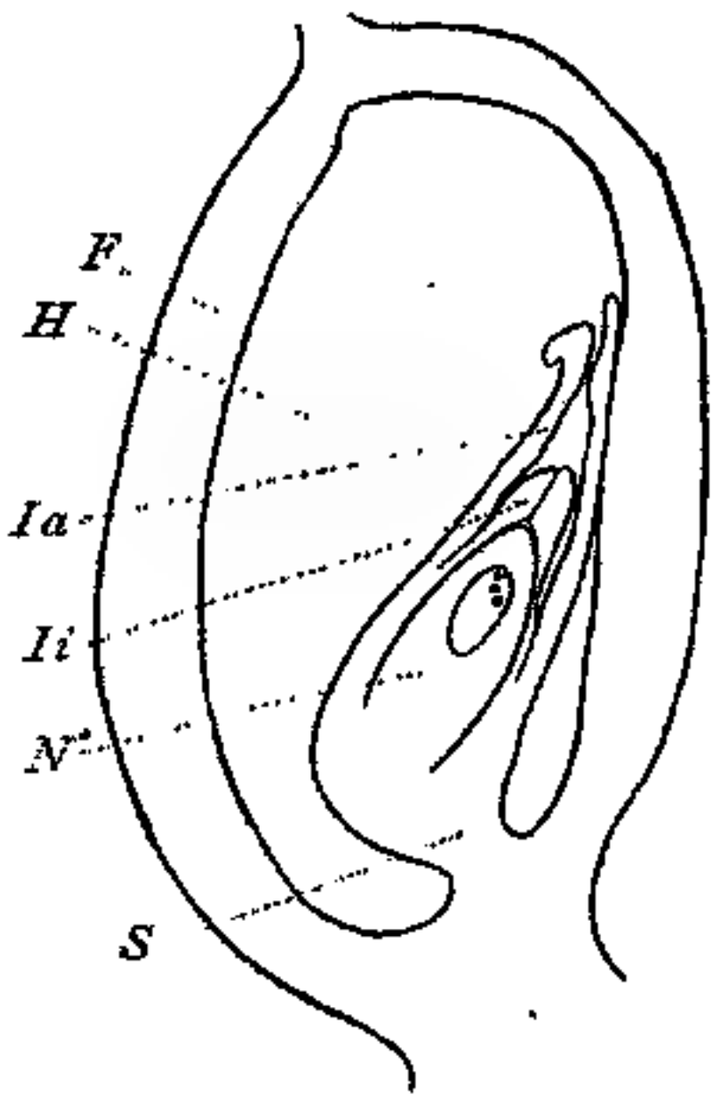


Fig. 49. Parietaria officinalis.
F Fruchtknoten, *H* Hohlraum, *Ia* äußeres, *Ii* inneres Integument, *N* Nucellus, *S* Stiel.

viel weiter nach oben. Deshalb entsteht zwischen beiden verwachsenen Integumenten sehr oft ein Hohlraum (Fig. 48). Nicht selten bleibt das äußere Integument auf einer Seite (Fig. 49) eine größere Strecke mit der

Fruchtknotenwand in Berührung, bis er dem Griffelkanalgewebe sich nähert. Falls hier eine Befruchtung nötig ist, so kann sie nur dann geschehen, wenn die Samenanlage zur rechten Zeit ausgewachsen ist, sonst geht der ganze Fruchtknoten zugrunde.

Fleurya aestuans.

Fleurya aestuans hat einen außerordentlich stark gebogenen Fruchtknoten und enthält eine Samenanlage, welche mittelst eines langen Stieles mit dem Fruchtknoten in Verbindung steht. Der Stiel ist lang, dünn und horizontal gestreckt, ohne eine Biegung zu zeigen, wie es

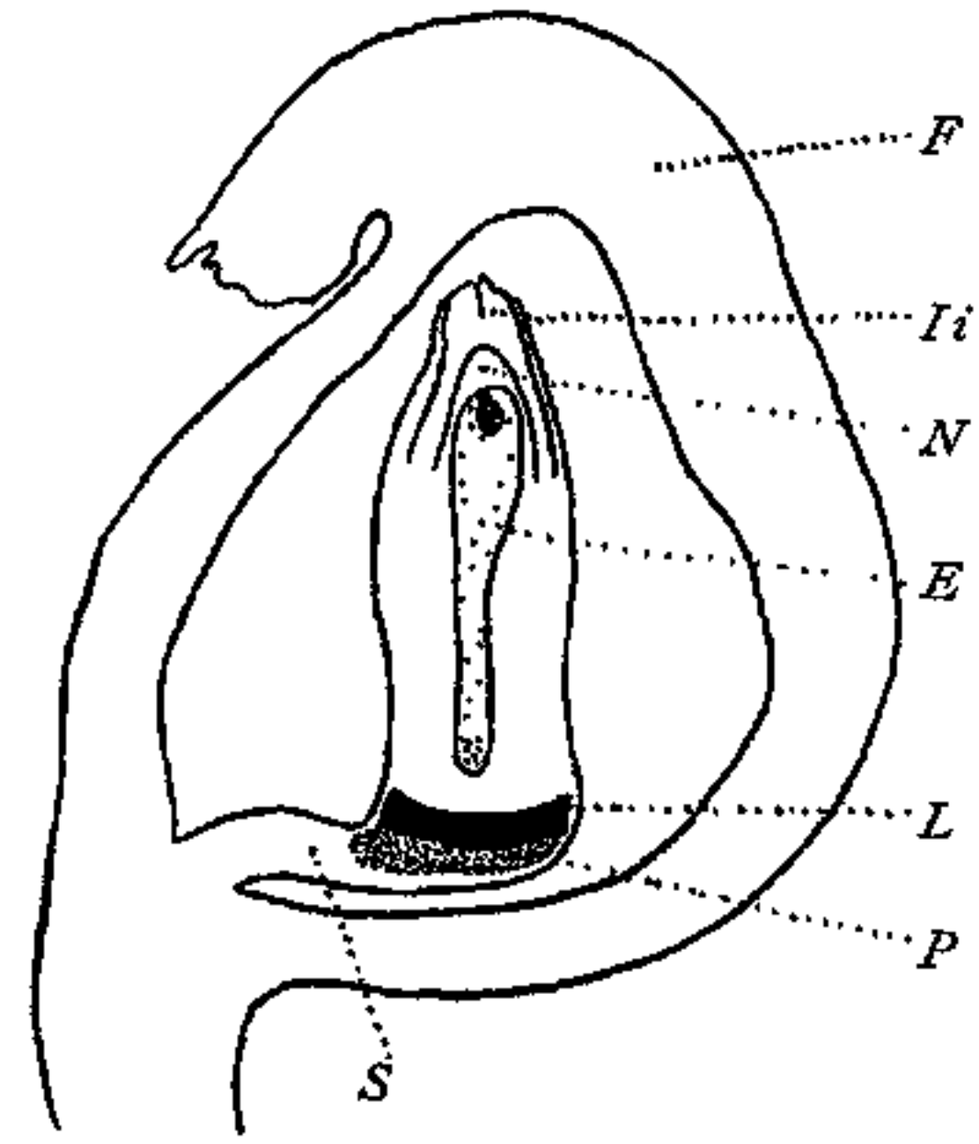


Fig. 50. Fleurya aestuans. *F* Fruchtknoten, *Ii* inneres Integument, *N* Nucellus, *E* Embryosack, *L* ligninhaltiges, *P* plasmareiches Gewebe, *S* Stiel.

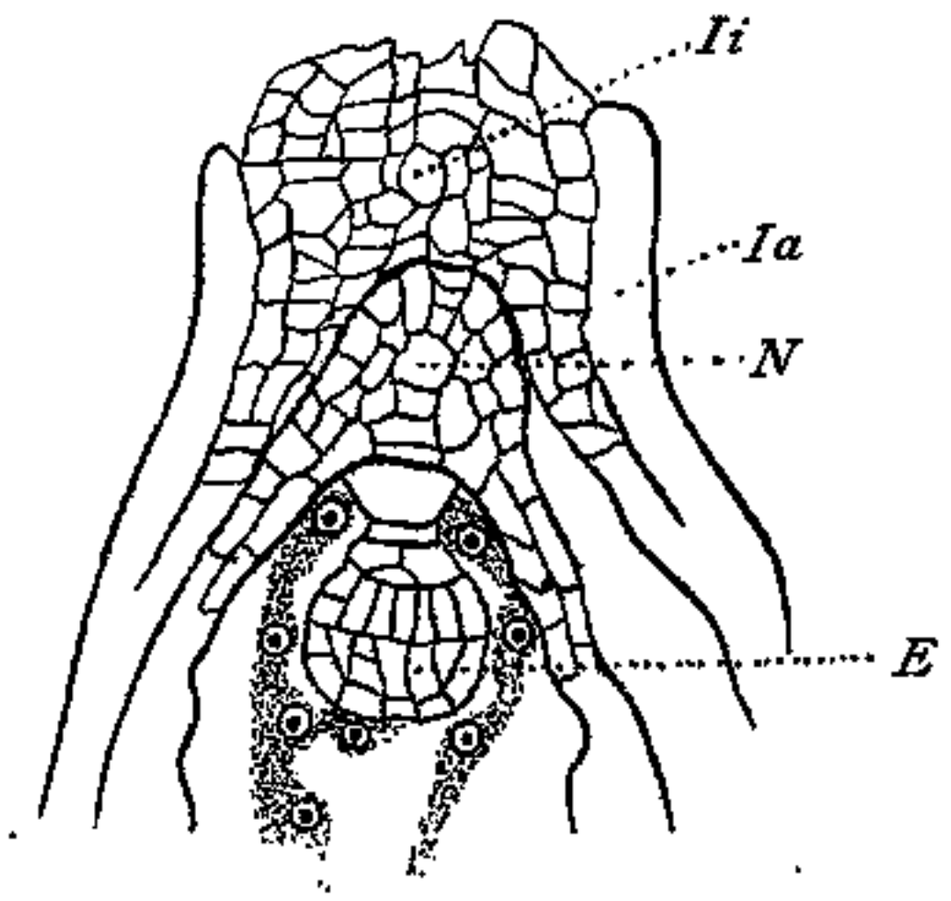


Fig. 51. Fleurya aestuans. *Ii* Inneres, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus, *E* Embryo.

bei anderen mit einem Stiel versehenen Urticaceen der Fall ist (Fig. 50). Das äußere Integument bleibt in seiner Entwicklung, wie bei den anderen Urticaceen, nicht zurück, aber liegt den Seiten des inneren Integuments an, welches verwächst (Fig. 51). Am basalen Teile des Nucellus ist das ligninhaltige Gewebe deutlich ausgebildet, das plasamareiche etwas schwächer. In anderen Beziehungen weicht die Pflanze von dem Typus der Urticaceen nicht ab.

Boehmeria platyphylla.

Die außerordentlich kleinen Fruchtknoten enthalten eine auf einem Stiel sitzende Samenanlage, welche auch bei dieser Art ein wenig gekrümmt ist (Fig. 52). In anderen Beziehungen ist die Pflanze gleich den früher besprochenen Arten. In den Gewächshäusern blühte nur

ein Exemplar, welches weiblich war. Die in den Reifezustand gelangten Embryosäcke blieben ohne weitere Entwicklung und bildeten keine Embryonen. Diese Art ist also nicht parthenogenetisch.

Dorstenia drakeana und contrayerva.

Die ganze Gestalt der beiden Pflanzen, welche sich in jeder Beziehung vollständig gleichen, weicht von der der anderen Pflanzen dieser Gruppe ab. Die männlichen und die weiblichen Blüten sind tief in der fleischigen flachgestreckten Infloreszenz angelegt. Die männlichen Blüten sitzen höher als die weiblichen. Die Antheren bleiben mindestens bei der einen Hälfte der Blüten geschlossen, nur einige kommen über-

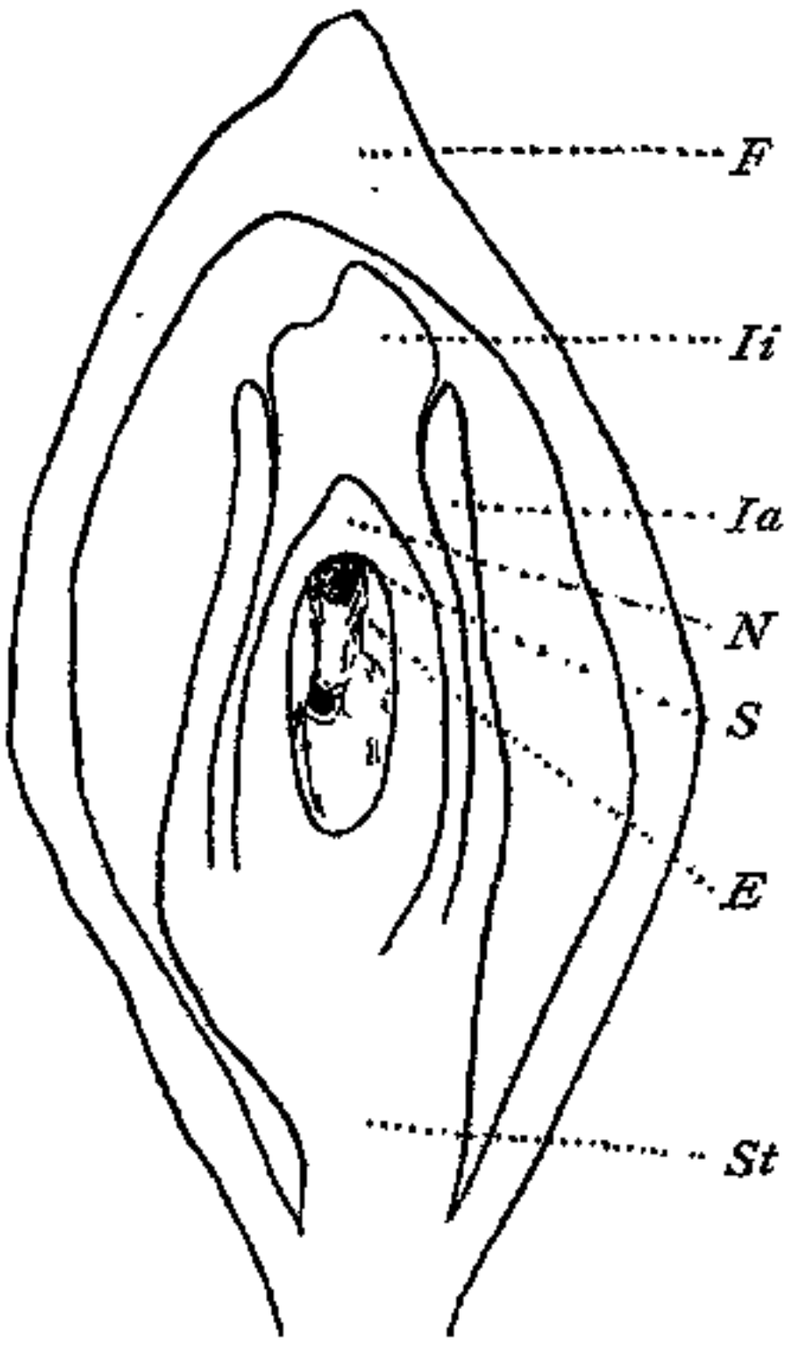


Fig. 52. Boehmeria platyphylla.
F Fruchtknoten, *Ii* inneres, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus, *S* Synergiden, *E* Eizelle, *St* Stiel.

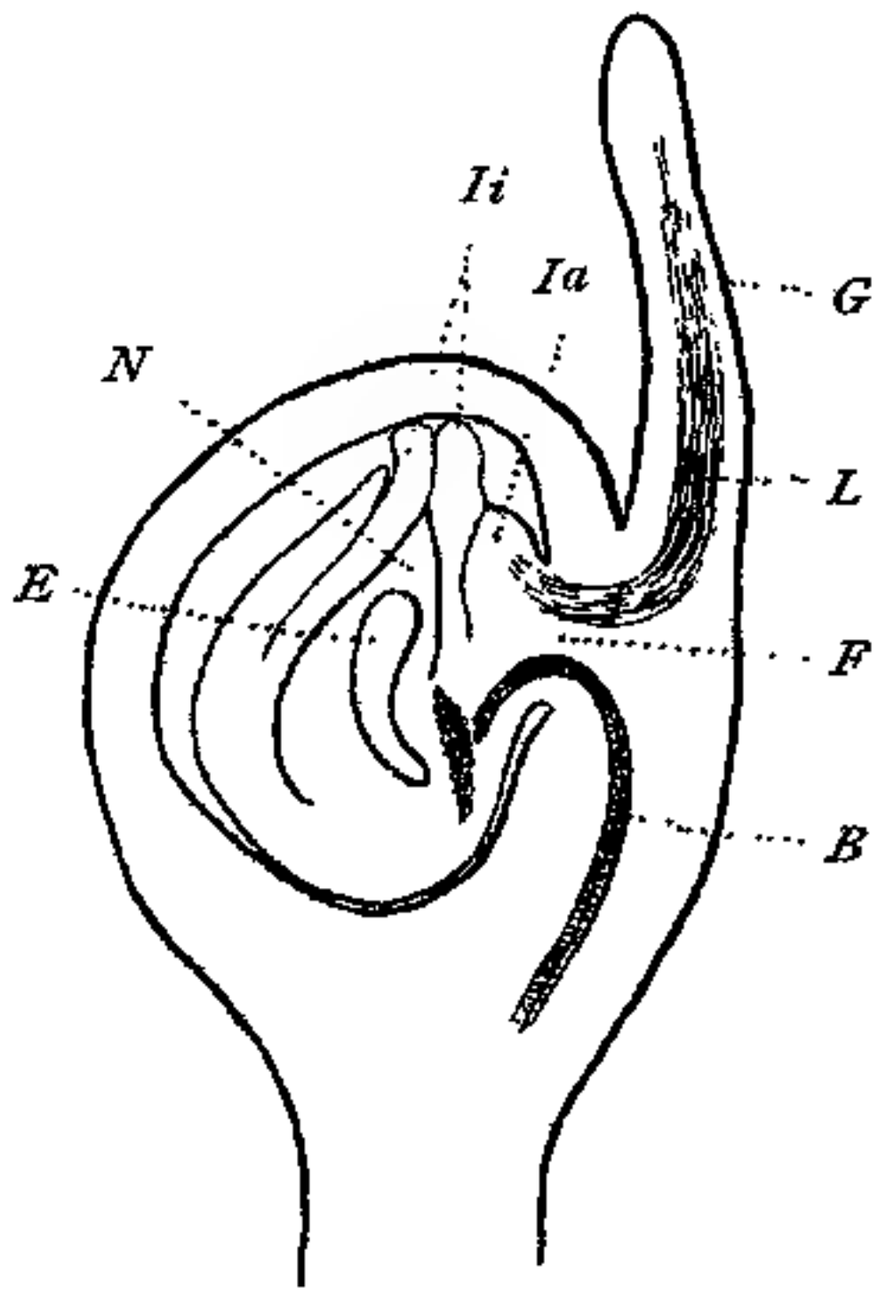


Fig. 53. Dorstenia drakeana.
G Griffel, *Ii* inneres, *Ia* äußeres Integument, *L* Leitungsgewebe, *N* Nucellus, *E* Embryosack, *F* Funiculus, *B* Gefäßbündel.

haupt zum Vorschein und öffnen sich teilweise. Was die weiblichen Blüten anbelangt, so ist der ganze Fruchtknoten in der Infloreszenz verborgen und nur der Griffel mit den beiden Narben ragt hervor. Die einzige Samenanlage hängt an der Seitenwand des Fruchtknotens, auf welcher sich der Griffel befindet. Der Funiculus ist nicht breit. Das Leitungsgewebe des Griffels zieht sich unter einem rechten Winkel durch den Funiculus bis in die Integumente hinein und verschwindet in dem äußeren. In dem unteren Teile des Funiculus verläuft das Gefäßbündelsystem unter Bildung eines spitzen Winkels und kommt mit

seinem oberen Teile fast mit dem unteren Teile des Leitungsgewebes in Berührung. Die Samenanlage ist auf jungen Stadien so gerichtet, daß der Nucellusscheitel rechtwinklig zu der Fruchtknotenwand liegt. In älteren Samenanlagen ist im Chalazateil eine Krümmung eingetreten, so daß der Nucellusscheitel dann nach oben gerichtet ist. Die Samenanlage ist mit zwei Integumenten versehen. Das innere

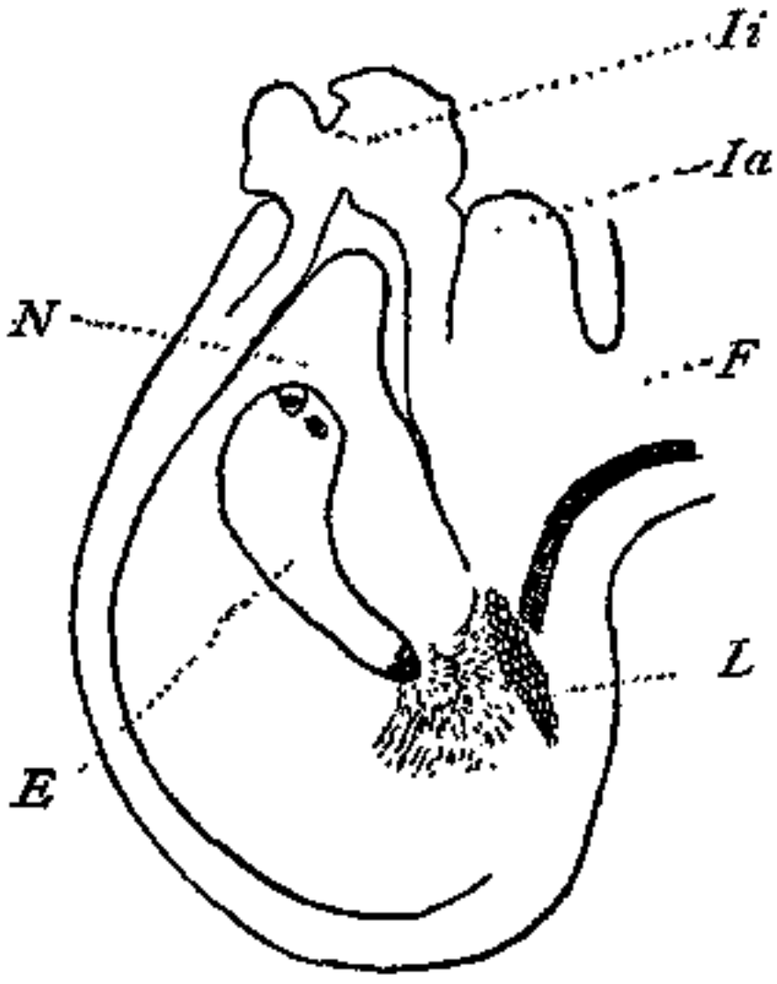


Fig. 54. Dorstenia drakeana. *Ii* Inneres, *Ia* äußeres Integument, *N* Nucellus, *E* Embryosack, *F* Funiculus, *L* lignin-haltiges Gewebe.

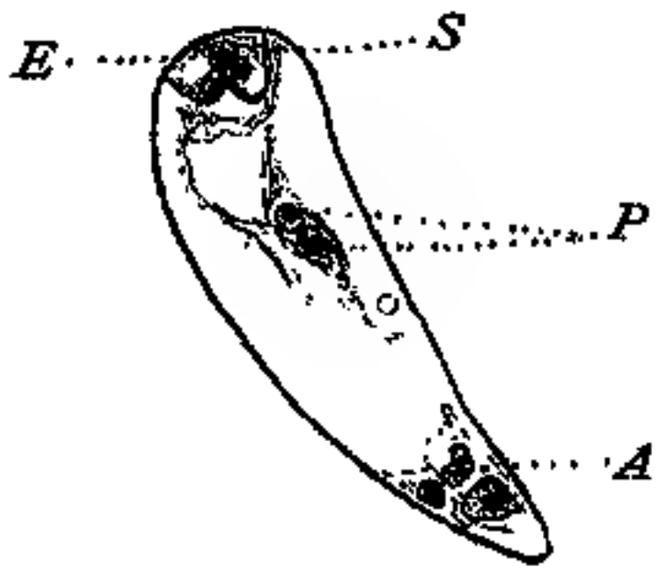


Fig. 55. Dorstenia drakeana. *E* Eizelle, *S* Synergiden, *P* Polkern, *A* Antipoden.

Fig. 56. Dorstenia drakeana. *E* Eizelle, *S* sekundärer Embryosackkern, *A* sechs Antipoden.

Integument verwächst und umhüllt die Samenanlage, das äußere ist auf der Griffelseite kürzer aber viel breiter, als auf der entgegengesetzten Seite. Es bleibt in seiner Entwicklung zurück und erreicht nicht die Verwachsungsstelle des inneren Integuments. Bei der weiteren Entwicklung der Samenanlage werden in deren oberem Teile die Zellwände etwas dicker und dunkler gefärbt. Was die anderen Teile der Samenanlage betrifft, so ist der Chalazateil erwähnenswert. Hier ist ähnlich wie bei den Urticaceen eine Anzahl von großen, runden, inten-

siv sich färbenden Zellen vorhanden, welche wie es scheint auch hier eine Rolle bei der Ernährung spielen (Fig. 53—4). Wenn ein größerer Embryo in dem Embryosack sich entwickelt hat, sieht man im Funiculus an der Stelle des Leitungsgewebes bis zu dem Gefäßbündel nach unten ovale langgestreckte Zellen, welche auch intensiver gefärbt werden und ziemlich dicke Wände besitzen. Der Embryosack ist schon bei jungen Stadien nach dem Chalazateil zu gebogen. Es scheint, daß die ganze Entwicklung des Eiapparates in jüngeren Stadien normal verläuft. Das jüngste Bild, welches ich beobachtete, zeigte die Eizelle, die beiden Synergiden, die beiden Polkerne und die Antipoden (Fig. 55). Die Synergiden gelangen ähnlich wie bei den Urticaceen nicht zu ihrer normalen Ausbildung und gehen frühzeitig zurunde. Die beiden Polkerne verschmelzen vor der Embryobildung zu einem größeren sekundären Endospermerkern. Die Eizelle wird zu dieser Zeit etwas größer. Der Endospermkern wandert nach oben und legt sich fast immer der Wand

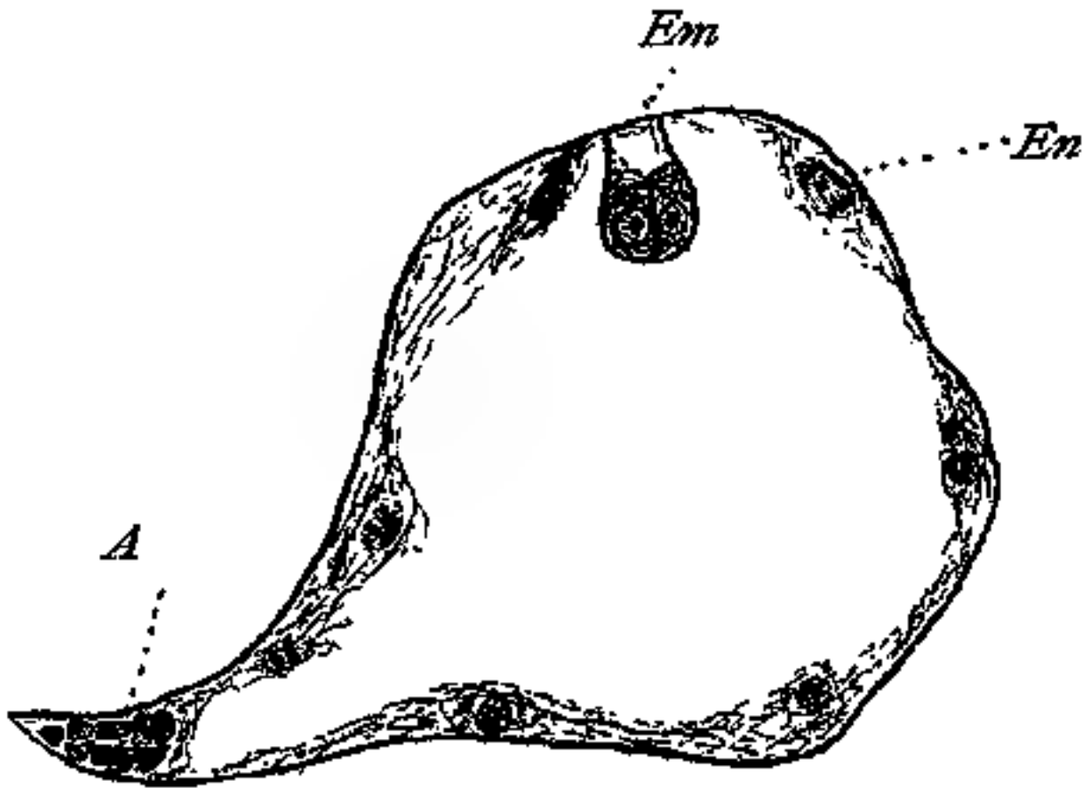


Fig. 57. Dorstenia contrayerva. *Em* Junger Embryo, *En* Endospermkerne in Teilung, *A* neun Antipoden.

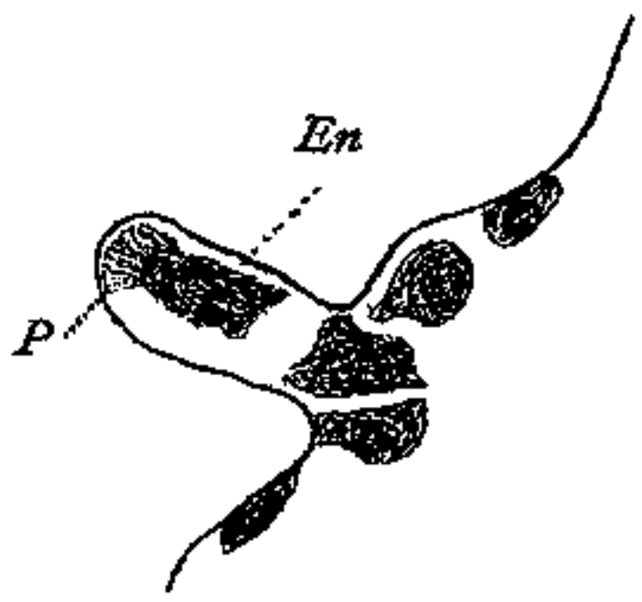


Fig. 58. Dorstenia drakeana. Antipodaler Teil des Embryosacks. *P* Plasmafädchen, *En* Endospermkern.

an, dort, wo der obere Teil des Embryosacks nach außen gekrümmt ist (Fig. 56). Die Antipoden sind immer in Mehrzahl vorhanden, es beginnt die Teilung derselben gewöhnlich frühzeitig. In der Regel schwankt bei dem reifen Embryosack die Zahl zwischen fünf und zehn. Drei Antipoden wurden bei diesen Stadien gar nicht beobachtet. In Embryosäcken, wo junge Embryonen vorhanden sind, steigt die Zahl der Antipoden selbst bis vierzehn (Fig. 57). Bei etwas älteren dagegen verschwinden alle diese Antipoden vollständig, und man sieht im antipodalen Teile die Endospermkerne, welche oft etwas größer und dunkler gefärbt sind. Die Endospermbildung und Embryoentwicklung verlaufen gleichzeitig (Fig. 57). Der Embryo weicht in keiner Beziehung von dem typischen ab. Die Endospermbildung geht anfangs etwas langsam vonstatten, die Kerne legen sich an die Wände, gelangen aber nicht

in den antipodalen Teil und bleiben durch das Plasma mit den Antipoden in Verbindung (Fig. 57). Später, wenn sich die Endospermkerne, welche den Embryosack besonders neben dem Embryo ausfüllen, vermehren, verschwinden die Antipoden und an ihrer Stelle sieht man gewöhnlich in diesem schmalen Teile einen großen Kern. In einem Falle wurde beobachtet, wie dünne Fäden von Protoplasma von einer Seite des Kerns zu der Spitze des Embryosacks verliefen (Fig. 58). Wahrscheinlich bewirken die am Anfang sich vermehrenden Antipoden die Ernährung und geben den Anstoß zur Endospermbildung. Später aber, wenn letzere fortschreitet, übernimmt diese Funktion das Endosperm selbst und führt zur Vernichtung der in Mehrzahl vorhandenen

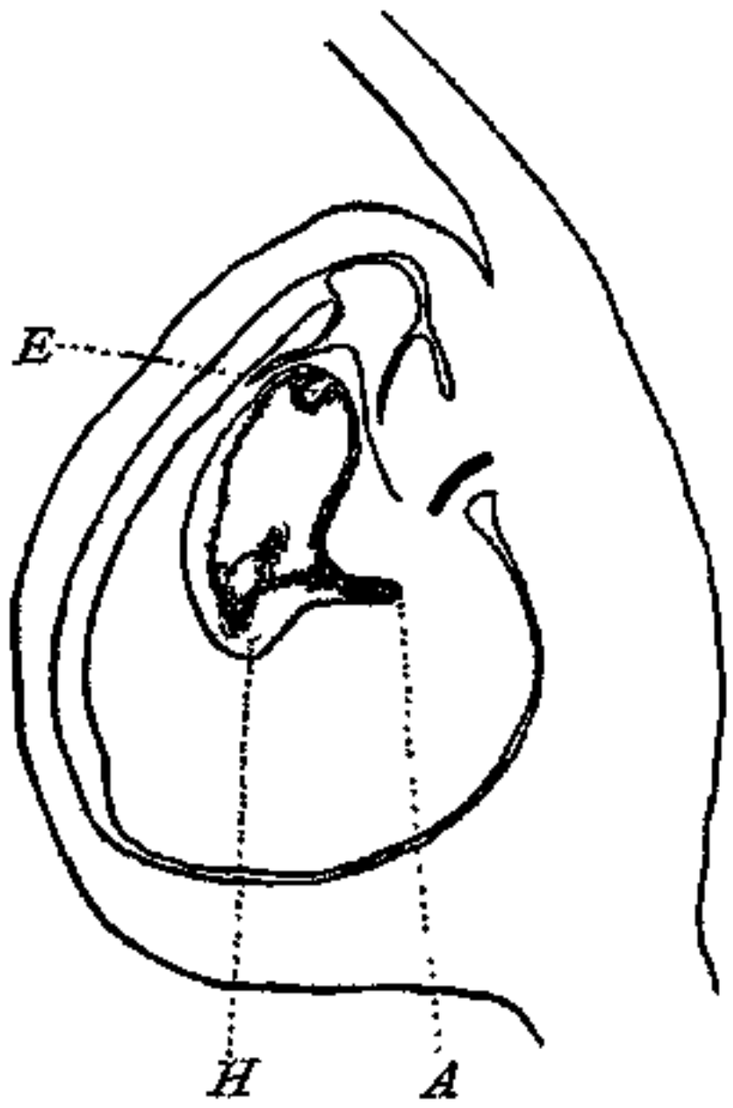


Fig. 59. Dorstenia drakeana.
E Embryo, *H* Haustorium,
A antipodaler Teil des
Embryosacks.

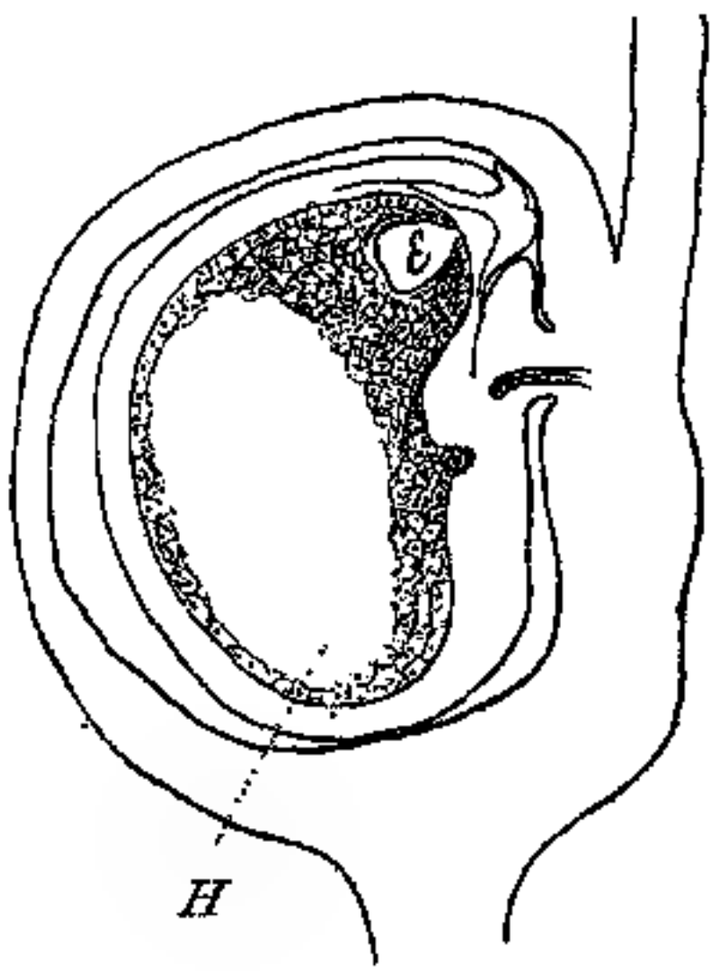


Fig. 60.
Dorstenia drakeana.
E Embryo, *H* haustorialer
Teil des Embryosacks.

Antipoden. Zu Beginn der Embryobildung wird eine Vergrößerung des Embryosacks beobachtet. Dieser streckt sich nicht gleichmäßig nach allen Richtungen, sondern bildet am unteren Teile eine Ausstülpung (Fig. 59). Diese schreitet nach unten fort, wird immer breiter bis sie fast das ganze Nucellargewebe verdrängt (Fig. 60). Deshalb macht ein älterer Embryosack den Eindruck, als ob der antipodale Teil, welcher bei seiner Entwicklung an die Chalaza mit dem Gefäßbündel anstößt und so an einer Verlängerung verhindert wird, ein Haustorium wäre. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß wir es hier in Wirklichkeit mit dem normalen Ende eines Embryosacks zu tun haben, der aber in seiner Funktion einem Haustorium sich nähert. Umgekehrt ist die Fortsetzung des Embryosacks nach unten seiner Entwicklungsart nach ein Haus-

torium, welches aber nur zur Verbreiterung des Embryosacks führt und keine Funktionen erfüllt. Aus den Samenanlagen entwickeln sich reife Samen. Dem Aussehen nach, sollten wir es hier mit chalazogamen Pflanzen zu tun haben, da der Pollenschlauch keinen anderen Weg als durch den Funiculus zur Eizelle hat. In Wirklichkeit aber sind keine Pollenschläuche bei Anwendung der verschiedenen Methoden der Fixierung und Färbung beobachtet worden. Deshalb bin ich der Meinung, daß diese beiden Arten sich auf rein parthenogenetischem Wege vermehren. Zur Prüfung meiner Ansicht habe ich verschiedene Experimente angestellt und zum Untersuchen auch frisches Material herangezogen. Am besten gelangen Versuche durch Abreißen des aus der Infloreszenz herausragenden Griffels mit den beiden Narben aller zu diesem Blütenstand gehörigen Blüten mit einer feinen Pinzette zu einer Zeit, wo die Antheren noch ganz unreif und geschlossen waren. Es enstanden in den behandelten Blüten mehrere Samen. Die Versuche wurden auch derartig angestellt, daß nicht die ganze Inflorenz, sondern nur ein Teil derselben behandelt wurde, so daß einige Blüten den Griffel behielten. Es entstanden in diesem Falle in beiden Teilen der Infloreszenz in dem mit verletzten Blüten, wie auch in dem anderen reife Samen. Bei den nicht behandelten Fruchtknoten wurden die Narben mit Eau-de-Javelle untersucht und zeigten niemals Pollenkörner. Obwohl die männlichen Blüten neben den weiblichen sitzen, kommt es niemals zu einer Bestäubug, weil die Antheren sich sehr selten öffnen und keine gebogenen Filamente besitzen. Also ist sicher hier Parthenogenesis vorhanden.

Dorstenia turnerifolia.

Dorstenia turnerifolia gleicht im allgemeinen den beiden oben besprochenen Arten; hier will ich nur auf einige Abweichungen hinweisen. Schon in ganz jungen Fruchtknoten ist die Ausbildung der Integumente bemerkenswert. Der Nucellusscheitel ist in diesem Stadium nicht nach oben, sondern nach seitwärts gerichtet. Das innere und äußere Integument ist deutlich auf der unteren Seite, wenn man die Samenanlage in Längsschnitten untersucht, ausgebildet, während man auf der oberen keine Integumente sieht. Hier entsteht ein höckerartiger mächtiger Wulst, welcher von dem Funiculus sich über die Samenanlage verbreitet (Fig. 61). Man kann ihn als Auswuchs

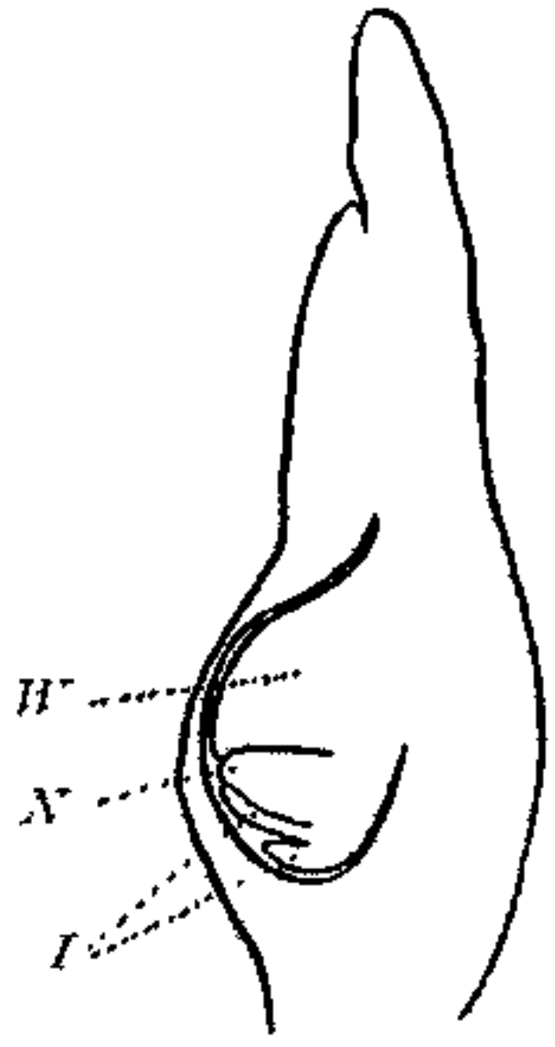


Fig. 61.
Dorstenia turnerifolia.
W Wulst, *N* Nucellus, *I* Integumente.

des Funiculus betrachten, weil man schon in jungen Stadien in ihm keine Spuren einer Integumentverschmelzung bemerkt. Bei weiterer Entwicklung krümmt sich die ganze Samenanlage nach oben und der Nucellus nimmt für immer eine gekrümmte Lage ein. Das innere Integument berührt in diesem Stadium den ihm gegenüberliegenden Wulst und fängt an, mit ihm zu verwachsen (Fig. 62). Das äußere Integument verlängert sich etwas weiter. Zur Zeit der Embryosackentwicklung verdickt sich der Wulst wie das innere Integument und

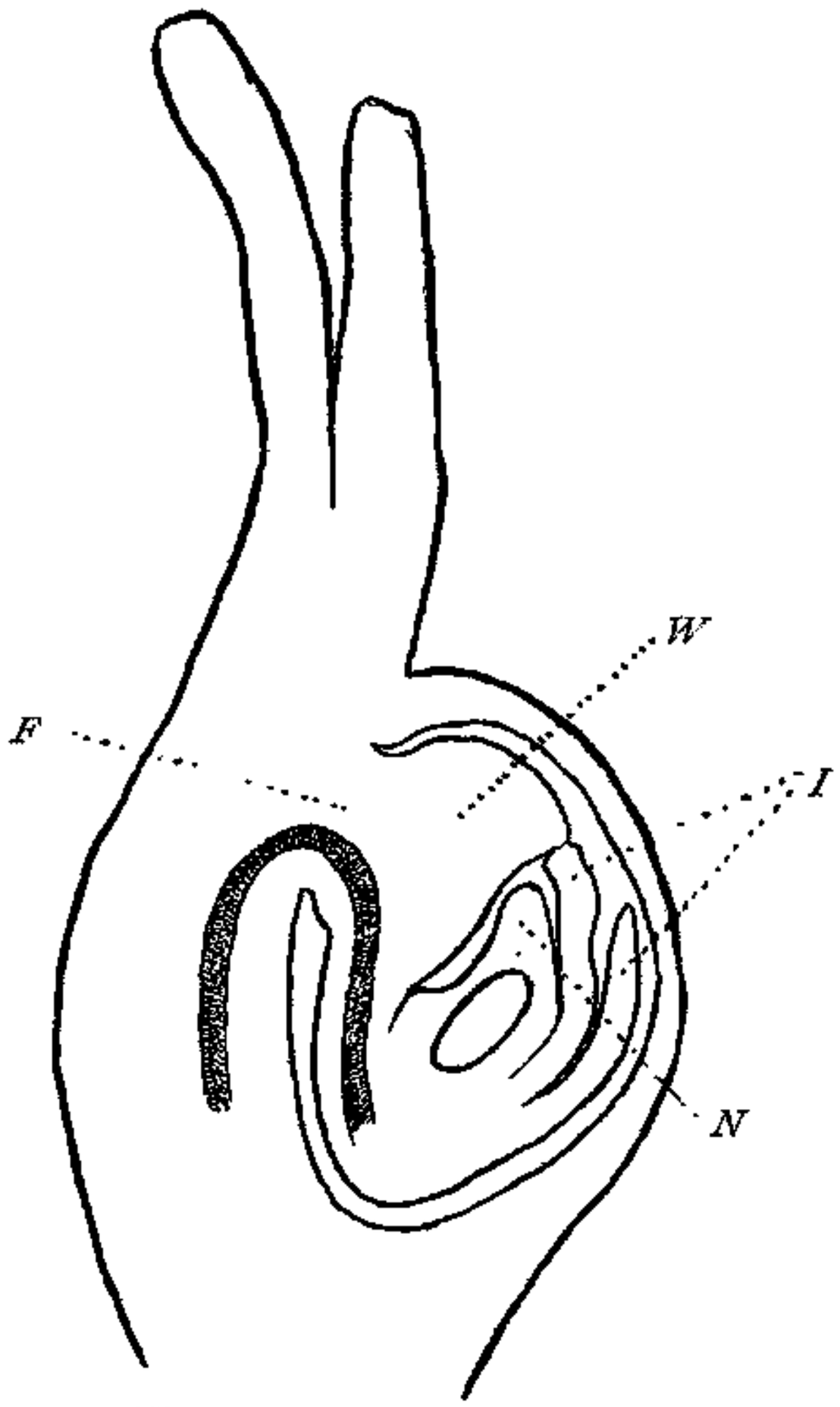


Fig. 62. Dorstenia turnerifolia.
F Fruchtknoten, *W* Wulst, *I* Integumente, *N* Nucellus.

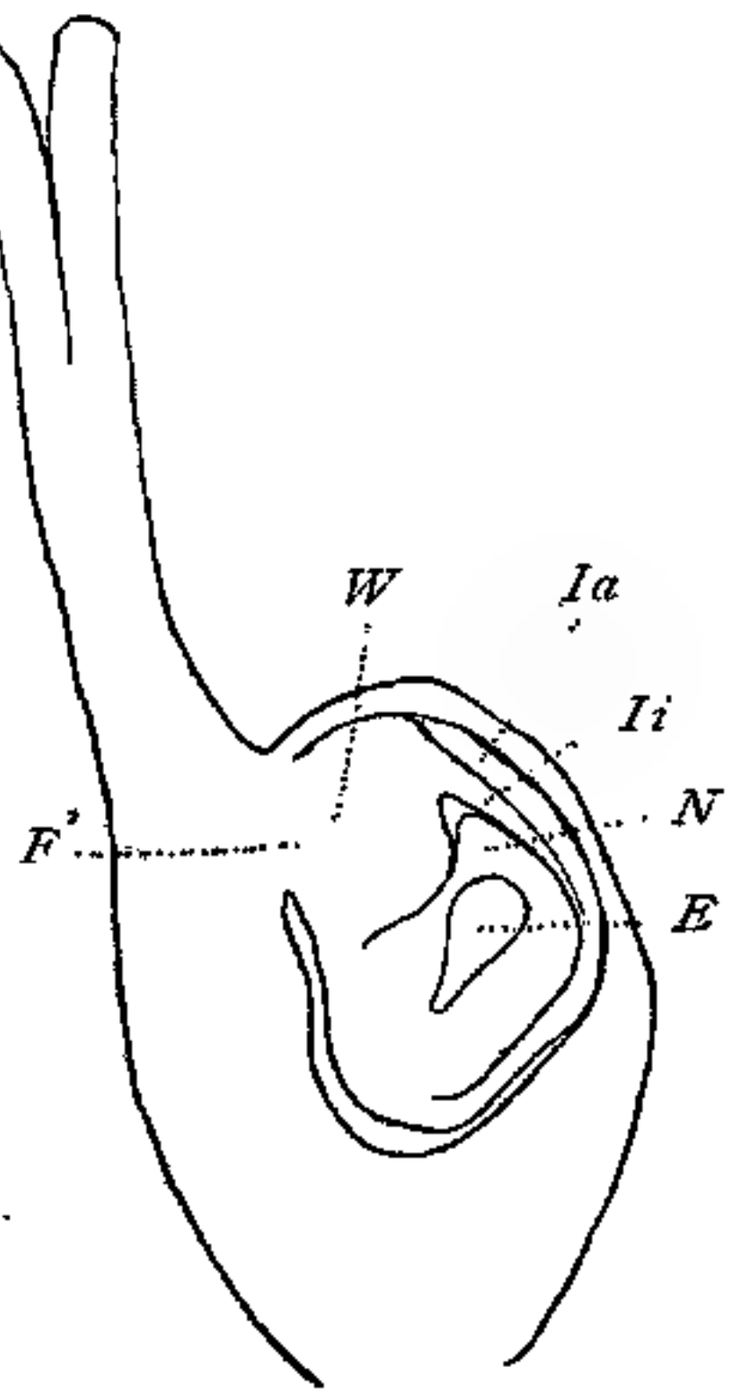


Fig. 63. Dorstenia turnerifolia.
F Funiculus, *W* Wulst,
Ia äußeres, *Ii* inneres Integument,
N Nucellus, *E* Embryosack.

die Stelle der Verschmelzung verschwindet fast spurlos. Während das innere Integument mit dem Wulst frühzeitig verwächst, ragt das äußere, noch deutlich abgegrenzte Integument über den Wulst in den Raum zwischen den letzteren und der Fruchtknotenwand hinein. Das ganze Bild macht zur Zeit der Reife des Embryosacks den Eindruck, als ob der Funiculus mächtig entwickelt wäre und mittels eines Auswuchses sich zwischen den Nucellus und dem scheinbar einzigen Integumente

(in Wirklichkeit äußerem) eingeschoben hätte. Die Entwicklungsgeschichte zeigt aber, daß die Entwicklung viel normaler und einfacher ist (Fig. 63). In dem jungen Nucellus vollzieht sich die Tetradenteilung in großer Tiefe. In ähnlicher Weise, wie bei den Urticaceen, habe ich bei Dorstenia turnerifolia nur drei Tochterzellen beobachtet, von denen die untere sich zum Embryosack entwickelt. Der Embryosack besitzt eine Eizelle, beide Synergiden, welche aber nicht sehr deutlich hervortreten, obwohl beide Kerne immer vorhanden sind, die beiden Endospermkerne, welche sich nebeneinander legen, und die Antipoden (Fig. 64). In einigen Fällen waren mehr als drei vorhanden. Bei etwas älteren Embryosäcken verschmelzen die beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkern. Zur Embryobildung gelangt die Eizelle niemals. Die Ursachen,

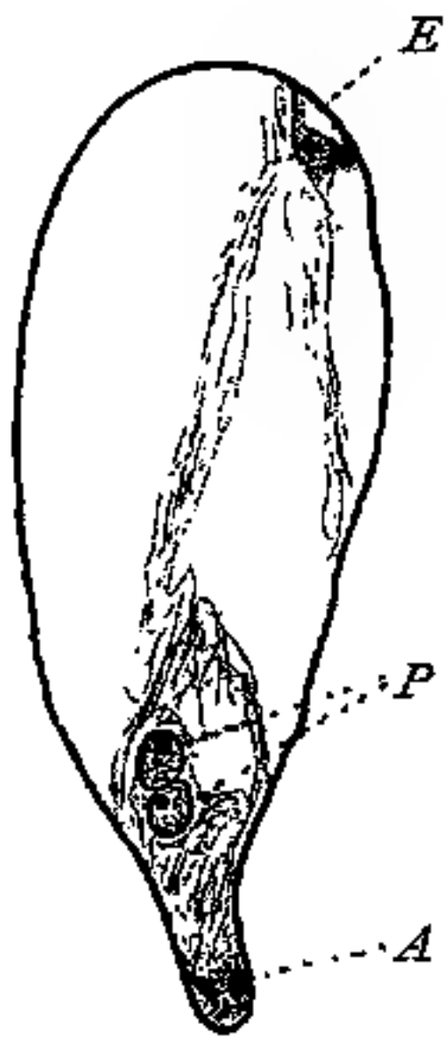


Fig. 64. Dorstenia turnerifolia. *E* Eizelle, *P* Polkerne, *A* Antipoden.

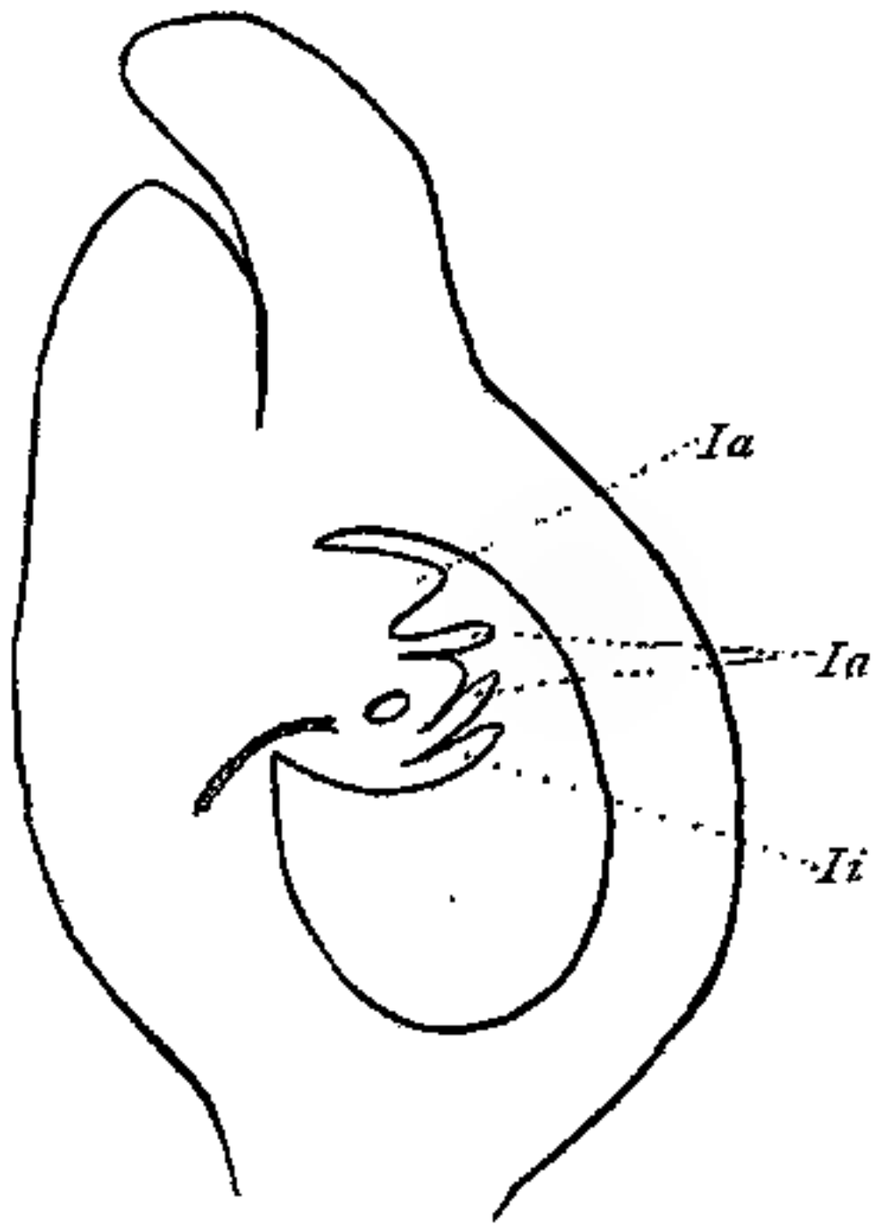


Fig. 65. Morus rubra. *Ii* Inneres, *Ia* äußeres Integument.

die zur Sterilität führen, sind unbekannt. Die Pflanzen wachsen in demselben Gewächshaus wie die beiden anderen Dorstenien und waren immer kräftiger und besser entwickelt als die zwei anderen, welche immer reichlich Früchte lieferten. Dorstenia turnerifolia also ist wahrscheinlich normal und gelangt durch Befruchtung zur Embryobildung.

Morus-Arten.

Die Morus-Arten blieben alle steril. Deshalb mußte ich mich auf die jüngeren Stadien beschränken. Die Entwicklung des Fruchtknotens und der Samenanlage weicht nicht von der der Dorstenien ab. Die Integumente sind in jungen Stadien noch sichtbar, wie bei Dorstenia

dracaena, aber die ganze Samenlage nähert sich in ihrer Befestigungsart durch den Funiculus, wie in der Krümmung des Nucellus mehr der Dorstenia turnerifolia (Fig. 65). Da sich ohne Bestäubung nur der Fruchtknoten entwickelt, während die Samenanlage degeneriert, ist eine Befruchtung für Morus-Arten nötig.

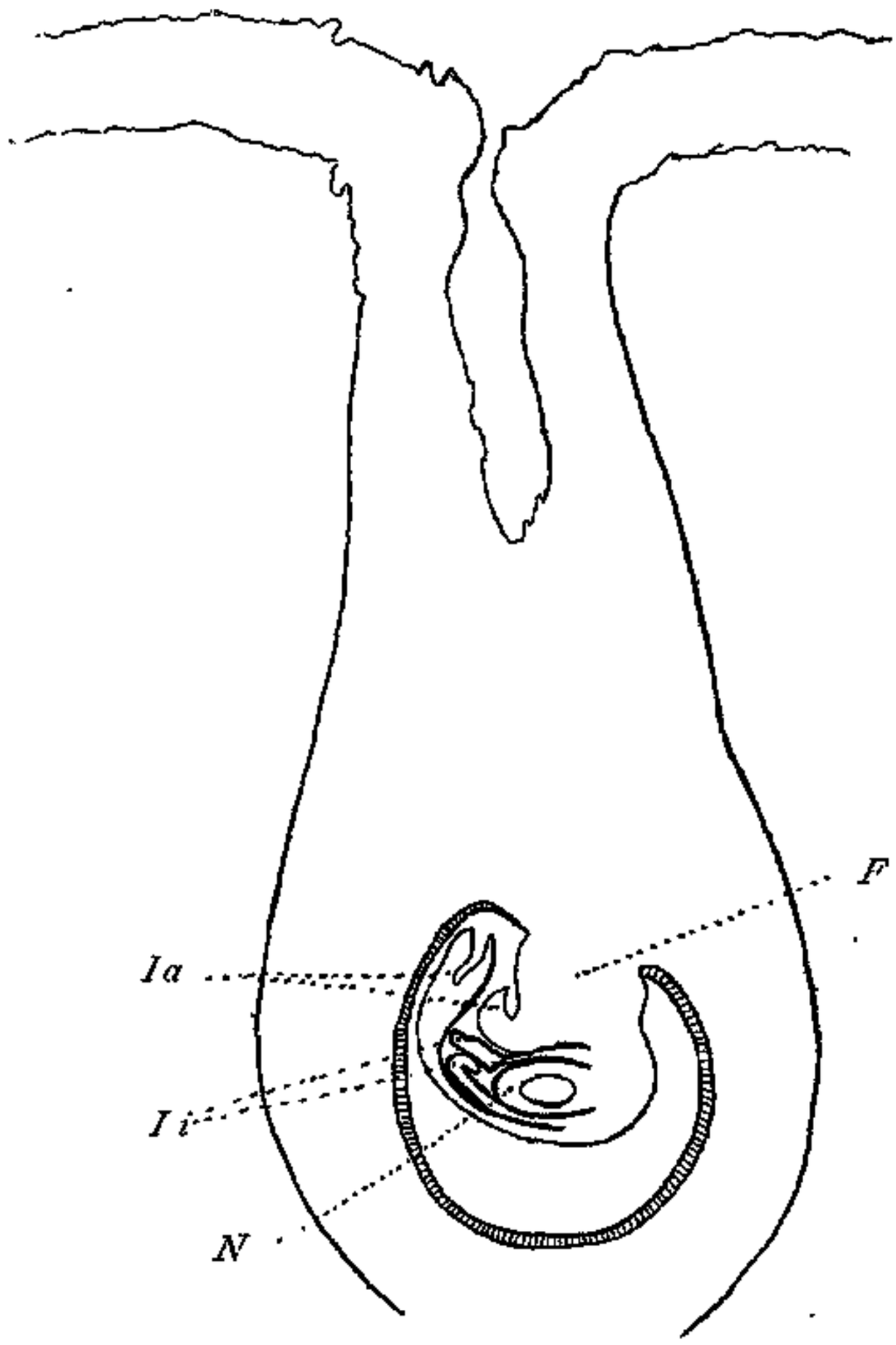


Fig 66. Celtis occidentalis. *Ia* äußeres, *Ii* inneres Integument, *N* Nucellus, *F* Funiculus.

Celtis occidentalis.

Während die jungen Fruchtknoten von Celtis australis innerhalb eines Monats (Mai—Juni) alle abgefallen waren, blieb eine Anzahl derjenigen von Celtis occidentalis den ganzen Juni hängen. Obwohl der Fruchtknoten sich vergrößerte, blieben die Samenanlagen fast unverändert. Nur Anfang Juli fingen die Samenanlagen rasch zu wachsen an und reiften im August in ganz normaler Weise. Also ist hier eine Ruheperiode eingetreten, die wenigstens einen Monat dauerte. Der Zeitraum zwischen der Bildung des Embryos und der Bestäubung beträgt ungefähr 6—7 Wochen. Die ganze Samenanlage hängt an einem großen Funiculus. In jungen Stadien, d. h. zu der Zeit der Bildung des Eiapparates ist dieselbe noch fast gerade gestreckt und befindet sich im oberen Teile des Fruchtknotenraumes; mit der Zeit führt sie eine Krümmung aus. Die Samenanlage ist mit zwei Integumenten versehen, die etwas abweichend vom gewöhnlichen Typus sich entwickeln. Das äußere Integument ist auf seinen beiden Seiten nicht gleichmäßig entwickelt. Auf der dem Funiculus zugekehrten Seite ist es kurz, dick, von innen nach außen sehr stark gekrümmt und einem spitzen Höcker ähnlich. Auf der anderen Seite ist das äußere Integument am Anfang der Chalaza ganz normal, weiter aber wächst es stark über

das innere Integument heraus, verdickt sich im oberen Teile und bildet selbst Zweige (Fig. 66). Es erreicht in seiner Entwicklung die Fruchtknotenwand, mit der es aber niemals verwächst. Das innere Integument ist am Anfang nicht verwachsen und zeigt auch eine Tendenz weit vorn über den Nucellus herauszuragen, da es aber auf seinem Wege auf daß äußere stößt, biegt es sich teilweise zurück, teilweise legt es sich in Falten und auf diese Weise verwächst es an seinem oberen Teile und außerdem mit dem äußeren Integument. Durch diese Verwachsung und die Faltenbildung entstehen kleine, halb geschlossene Hohlräume. Das ganze Conglomerat von beiden Integumenten nähert sich wegen einer Krümmung der ganzen Samenanlage der Fruchtknotenwand und dem Funiculus. Der Nucellus und der Embryosack

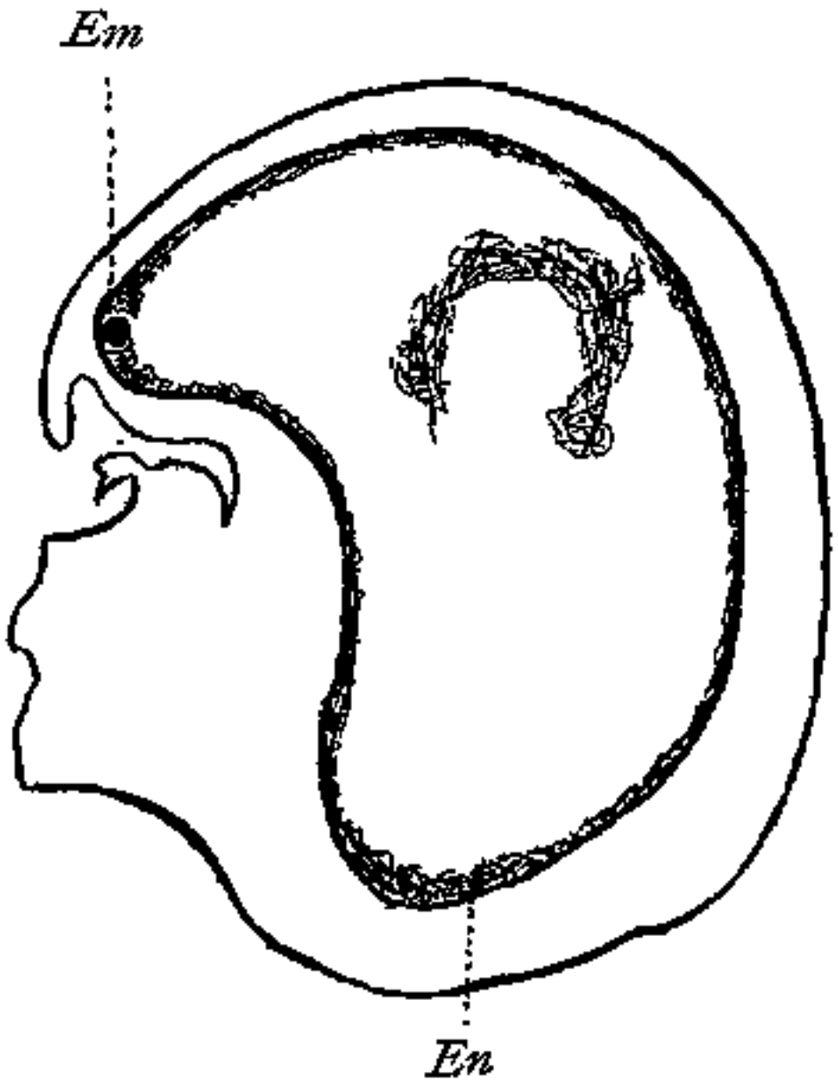


Fig. 67. Celtis occidentalis.
Em Embryo, *En* Endosperm.

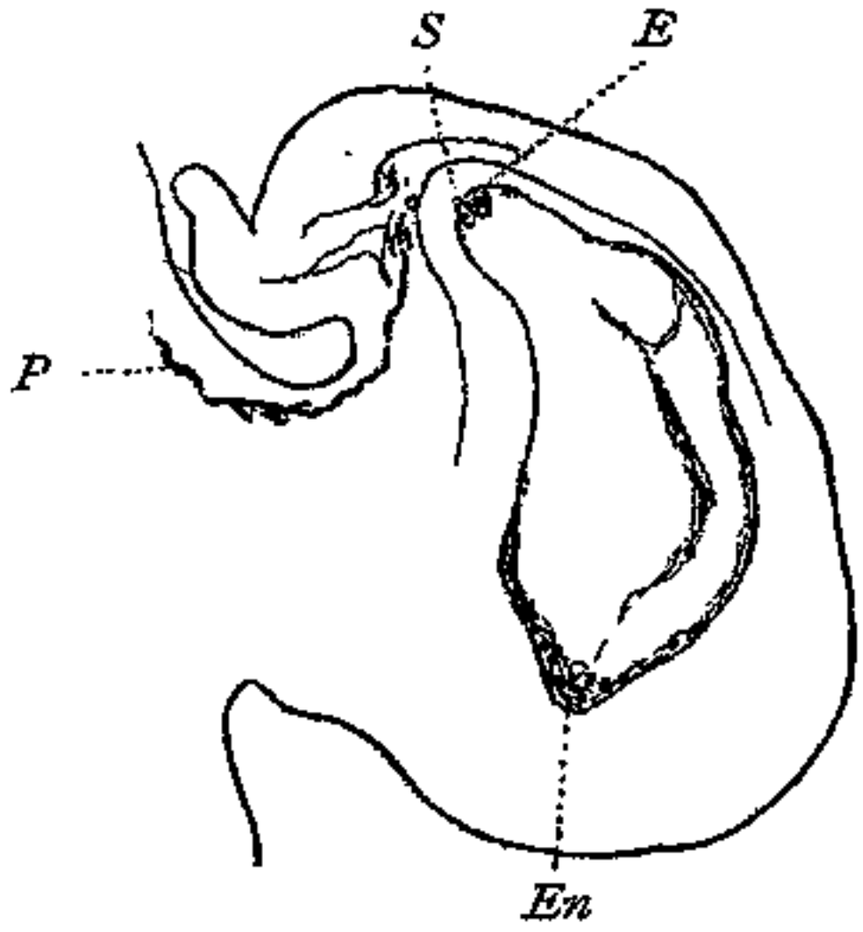


Fig. 68. Celtis occidentalis.
P Pollenschlauch, *E* Eizelle, *S* Synergide, *En* Endospermkerne.

werden deshalb stark gebogen (Fig. 67). Den Eiapparat in voller Entwicklung bei Celtis occidentalis zu beobachten, ist mir nicht gelungen. Bei Celtis australis aber war ein solcher in ganz normaler Weise ausgebildet. Bei Celtis occidentalis ist das gewöhnlichste Bild bei dem in Ruhe sich befindenden Fruchtknoten eine Eizelle und eine dicht anliegende Synergide, die andere kann man auf dem nächsten Schnitte sehen. Alle sind sehr plasmaarm und machen den Eindruck, daß sie zu degenerieren im Begriffe sind. Den Endospermkern, wie auch die Antipoden konnte ich nicht bestimmt nachweisen. In etwas älteren Embryosäcken kann man einen Komplex von Endospermkernen finden, welcher, von dem antipodalen Teile ausgehend, nach oben längs den Wänden sich erstreckt. Die Eizelle bleibt noch ungeteilt (Fig. 68). Erst wenn das Endospermgewebe sich längs der Wand ausgebildet hat,

entwickelt sich die Eizelle zu einem kleinen Embryo, welcher aus kleinen plasmareichen Zellen besteht. Der Embryo ist auf jungen Stadien noch rund, später bildet er die Cotyledonen aus. Die letzteren sind kurz und gekrümmt, während der ganze obere Teil des Embryos dick und rund aussieht. Von einem Embryoträger war nichts zu sehen. Zu dieser Zeit ist der Embryosack voll von dem Endospermgewebe, nur in der Nähe des Embryos ist keins vorhanden. Während der Embryobildung wird die Samenanlage und der Nucellus mit dem Embryosack stark gekrümmt und deshalb scheint der Embryo in einem nestartigen Raum zu liegen (Fig. 69). Wie es scheint wird hauptsächlich die Krümmung von dem Funiculus und dem angrenzenden äußeren Integument ausgeführt. Auf der Narbe haftet Pollen, aber keimende Pollenkörner beobachtete ich nicht. In den Samenanlagen mit Embryonen waren keine für die Pollenschläuche typischen Bilder sichtbar. Doch fand ich auf vier Präparaten sich gleichende eigenartige Bildungen. In dem oberen Teile des Funiculus, parallel zu seinem Rande, verliefen stark verzweigte, zickzackartig ausgebildete, intensiv sich färbende kurze Schläuche, die in das Integument eindrangen und sich dem Nucellus zuwandten. Doch war es mir unmöglich, in letzterem diese Schläuche aufzufinden. Da in allen diesen Präparaten Embryonen vorhanden waren, ist es am wahrscheinlichsten, daß wir es hier mit einem Falle von Chalazogamie zu tun haben. Dieses scheint leicht verständlich, wenn wir an die von Nawaschin gefundene Chalazogamie bei den Ulmaceen denken, eine Familie, die, wie bekannt, in naher Verwandtschaft zu den Celtoideen steht. Wie oben erwähnt, kann der Pollenschlauch keinen anderen Weg nehmen, da die Integumente, welche so eigenartig ausgebildet sind, mit der Fruchtknotenwand nicht verwachsen. Er müßte dann durch einen lufterfüllten Raum hindurchwachsen, was nicht wahrscheinlich ist. Mittels des Leitungsgewebes aber muß er an die Basis des Funiculus gelangen und er dringt auch, wie beschrieben, in denselben ein. Hier macht er einen sehr verwickelten Weg bis er in die Integumente gelangt. Ich muß noch erwähnen, daß bei zehn großen Samenanlagen nicht mehr als eine einen Embryo enthält. Wegen Mangels an Material war es mir unmöglich, die Entwicklungsgeschichte genauer zu studieren.

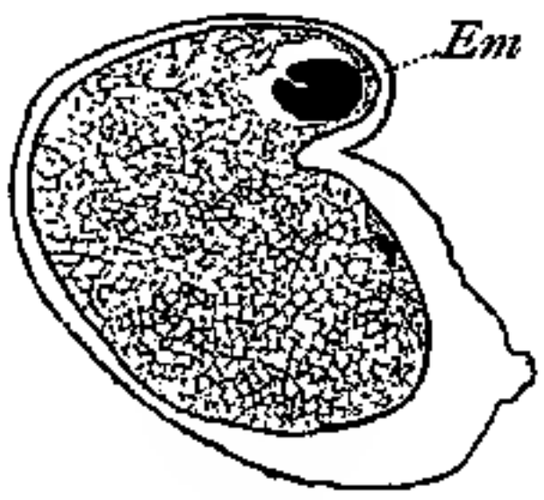


Fig. 69. Celtis occidentalis. *Em* Embryo.

Cannabis sativa und **Humulus japonicus.**

Diese Pflanzen wurden oberflächlich untersucht, weil über die Cannabineen schon mehrere Arbeiten vorliegen. Zinger hat nachgewiesen, daß der Pollenschlauch quer zu den oberen Teilen der Integumente verläuft, dann in den Nucellus gelangt und dort von oben nach unten zum Embryosack sich erstreckt. Meine Präparate haben dieselben Bilder gezeigt. Die Pollenschläuche bahnen sich ihren Weg durch die Integumente, weil der obere Teil des Nucellus mit den Integumenten nicht direckt an den oberen Teil des Fruchtknotens grenzt, sondern von ihm durch einen engen lufterfüllten Raum getrennt ist. Außerdem liegt das Leitungsgewebe des Griffelkanals etwas seitlich von der Samenanlage, welche durch den Funiculus nach unten der Mitte des Fruchtknotens zu, verschoben ist. Deshalb bleibt dem Pollenschlauch auch hier kein anderer Weg. Der Pollenschlauch ist breit und bildet blinde

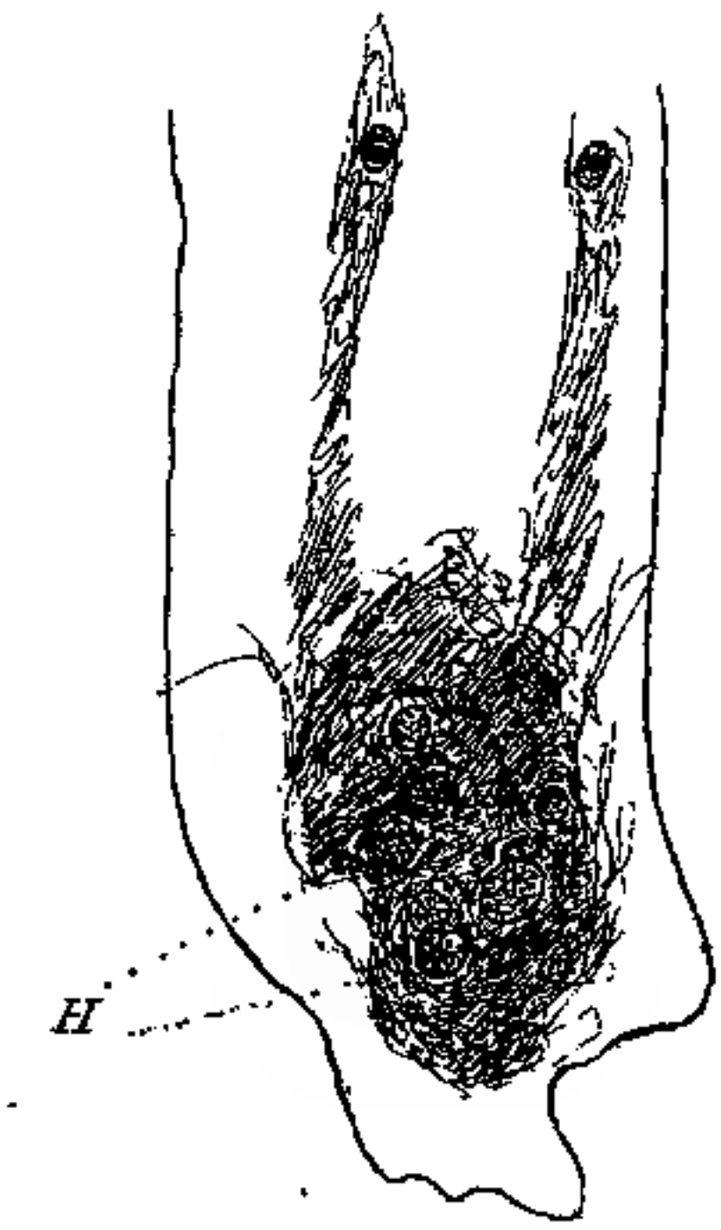


Fig. 70. Humulus japonicus.
H Haustorialkerne.

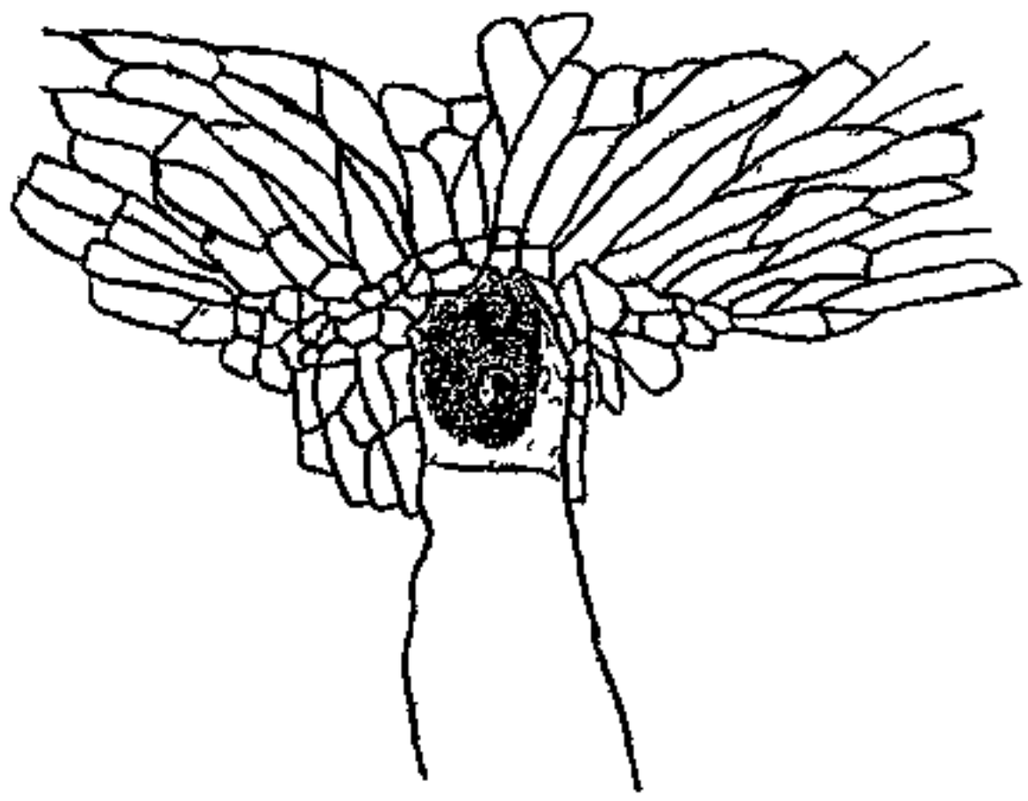


Fig. 71. Cannabis sativa. Der antipodale Teil des Embryosacks mit der haustorialartigen Zelle.

Säcke. Im Nucellus wird er viel dünner. In dem antipodalen Teile des Embryosacks ist deutlich eine Reihe von Zellen unterscheidbar, welche schon früher bei den Urticaceen und Moraceen beschrieben wurden, doch sind sie schwächer ausgebildet. Zu diesen Zellen verlaufen, von dem antipodalen Teile ausgehend, strahlenförmig nach allen Seiten lang gestreckte, große Zellen, welche die Nahrungszufuhr besorgen. In den Embryosäcken von Humulus japonicus, wo die Embryonen etwas größer sind und runde Gestalt besitzen, sind zweierlei Endospermkerne unterscheidbar. Die meisten, welche im oberen und mittleren Teile des Embryosacks liegen, sind oval, ziemlich groß und besitzen stets einen großen Nucleolus. Im antipodalen Teile, dicht im Protoplasma eingebettet, befinden

sich etwas größere Kerne mit viel dünnerer Membran. In jedem Kerne sind zwei bis drei Nucleolen vorhanden, aber ziemlich klein und schwach gefärbt. Das Kerngerüst dagegen ist intensiv gefärbt und deutlich differenziert, während bei gewöhnlichen Endospermkernen es fast unsichtbar ist (Fig. 70). Gewiß haben diese Kerne hier dieselbe Funktion bei der Ernährung wie bei den Urticaceen. Bei Cannabis sativa kommt es nicht zur Bildung von zweierlei Endospermkernen, aber in einem Falle beobachtete ich bei Cannabis sativa im engen basalen Teile des Embryosacks einen ganz großen Kern mit einem Nucleolus in ein ziemlich dichtes Protoplasma eingebettet. Da der letztere nach oben durch eine membranartige Linie abgegrenzt war, kann man vermuten, daß diese Zelle für physiologische Zwecke der Ernährung hier ausgebildet ist (Fig. 71). Die anderen Stadien, d. h. die jüngeren habe ich nicht untersucht, weil diese ausführlich genug von Zinger dargestellt sind. Wir sehen also, daß innerhalb der Familie der Urticifloren bei Ulmaceen, Celtoideen und Cannabineen Chalazogamie vorkommt.

Chalazogamie wurde zum ersten Male von Treub bei Casuarina und von Nawaschin bei Betula alba beobachtet, darauf folgten mehrere Untersuchungen auf diesem Gebiete, von welchen sehr viele und die interessantesten wieder von Nawaschin angestellt werden. So fand er Chalazogamie bei Corylus, bei Ulmus, Juglans; Benson beobachtete sie bei Corylus, Carpinus, Alnus; Zinger bei Cannabineen; Billings bei Carya olivaeformis. Die Chalazogamie wurde immer bei nahe verwandten Pflanzen gefunden. Pirotta und Longo haben neue Begriffe aufgestellt: Basogamie für Casuarina, Betula usw., Akrogamie für alle normalen Pflanzen und Mesogamie für Ulmaceen, Cannabineen, Cynomorium coccineum (Balanophoraceae). Später erschien eine Beschreibung von Chalazogamie bei Alchemilla arvensis von Murbeck und bei Cucurbitaceen von Longo. Also die Erscheinung ist den Rosaceen und den Cucurbitaceen gemeinsam. Chalazogamie ist auch, wie es mir scheint, bei Celtis occidentalis vorhanden, welche ich untersucht habe. Ob bei der letzteren eine Befruchtung erfolgt, oder wie Goebel für Casuarina annimmt, der Pollenschlauch als Reiz auf die Eizelle wirkt und so die weitere Entwicklung veranlaßt, ist nicht entschieden, da der Pollenschlauch in dem Nucellus nicht beobachtet wurde. Es ist die Vermutung einer Parthenogenesis jedenfalls nicht ausgeschlossen, um so mehr als dem Pollenschlauche ähnliche Bilder nur viermal gesehen wurden, obwohl junge Emrbyonen öfter vorkamen. Da aber wegen sehr schlechter Bestäubung die meisten Fruchtknoten abfallen, ohne sich zur

Frucht zu entwickeln, zwingt diese Erscheinung zur Annahme, daß die Anwesenheit des Pollenschlauches nötig ist. In der Tabelle, welche oben für die Familien mit parthenogenetischen Arten aufgestellt ist, sind auch diejenigen, bei welchen auch Chalazogamie stattfindet, bezeichnet. Beide Erscheinungen kommen also bei Rosaceen, bei Balanophoraceen und Cucurbitaceen vor. Vielleicht ist es auch bei den Moraceen der Fall (bei Morus ist eine Befruchtung vorhanden und der Pollenschlauch muß nach Analogie mit den anderen chalazogamen Pflanzen durch den Funiculus durchwachsen). Wir sehen also, daß bei den Familien, wo Chalazogamie vorhanden ist, man auch Parthenogenesis beobachtet hat. Obgleich die Zahl dieser Beispiele eine sehr begrenzte ist, kann man vielleicht doch eine empirische Regel aufstellen, nämlich, daß dort, wo Chalazogamie vorhanden ist, auch immer Parthenogenesis zu beobachten war. Umgekehrt aber gilt diese Regel nicht. Nur die weiteren Untersuchungen werden beweisen, ob dieselbe überall anwendbar ist und welche Bedingungen diese Erscheinungen verursachen. Da aber dieser Zusammenhang von Parthenogenesis und Chalazogamie bisher in 3—4 ganz verschiedenen, nicht mit einander verwandten Familien des Pflanzenreichs sich zeigt, kann von einer phylogenetischen Auffassung desselben kaum eine Rede sein.

Haustorien, Endospermkerne, Antipodeh.

Von den untersuchten Pflanzen besitzt nur Urtica cannabina ein Haustorium. Eine „Tendenz“ zur Ausbildung eines solchen zeigt Urtica urens. Dorstenia-Arten besitzen im antipodalen Teile haustorielle Endospermkerne, welche nicht nur bei beiden oben erwähnten Pflanzen vorhanden sind, sondern auch noch bei einigen anderen Urticaceen und sogar bei Humulus japonicus sich vorfinden. Wir können die Haustorien nach zwei Gesichtspunkten besprechen, dem phylogenetischen und dem physiologischen. Wenn wir berücksichtigen, daß bei Urticifloren das Entstehen von Haustorien auf ganz verschiedene Weise sich vollzieht und hierbei kein allgemeiner Typus aufzufinden möglich ist, können wir sagen, daß für systematische Zwecke die Haustorien und ihre Kerne keinen großen Wert haben. Besonders werden wir davon überzeugt, wenn wir die Aufmerksamkeit auf die anderen Familien richten, wo dieselbe Erscheinung sich wiederholt finden läßt. Deshalb kann man sich dem folgenden Satz von Balitzka-Jwanowska anschließen: „La présence d'un Haustorium ne pourrait être à lui seul considéré, comme base, d'une classification, car ce n'est qu'un ensenble des caractères, qui peut fournir un criterium suffisament concluant pour la determination

stricte d'un groupe". Die Haustorien der Urticaceen sind als eine secundär aufgetretene Erscheinung anzusehen, deren Auftreten wahrscheinlich durch den anatomischen Bau des basalen Teiles des Nucellus begründet ist. Die hier liegenden, schon beschriebenen Gewebe, das ligninhaltige und das plasmareiche, sind immer an derselben Stelle bei allen Urticaceen und in etwas schwächerem Maßstabe auch bei den anderen Urticifloren vorhanden. Wenn wir aber dieses anatomische Merkmal für alle Urticifloren als ein phylogenetisches Merkmal betrachten wollen, so können wir dies in bezug auf die Haustorien nicht tun, weil das Gewebe nur eine der vielen Ursachen ist, welche zur Haustorienbildung führen kann. Die anderen Ursachen können einen mehr zufälligen Charakter haben und es hängt von der Art und Weise ab, in welche diese letzteren mit der Hauptursache, nämlich der Anwesenheit der beiden Gewebe, sich kombinieren, ob bei der betreffenden Art ein Haustorium entsteht oder nicht. Also haben die Haustorien keinen phylogenetischen Wert. Viel wichtiger ist die physiologische Rolle der Haustorien mit ihren Endospermkernen. Goebel sagt hierüber: „Die Einrichtungen, welche beim heranreifenden Samen die Ernährung der Makrospore und des in ihr enthaltenen Endosperms (und Embryos) ermöglichen, sind recht verschieden. . . Der einfachste Fall ist der, daß die Makrospore sich vergrößert und ohne Zuhilfenahme besonderer Strukturverhältnisse (von den Antipoden abgesehen) allmählich die umliegenden Zellen aufzehrt und verdrängt, so ist es namentlich bei vielen Monokotylen, aber auch nicht wenigen Dikotylen." Ich meine, daß wir es bei dieser Auffassung mit einem Haustorium zu tun haben, welches nur die quantitative Vermehrung der Nahrung des Embryosacks verfolgt nnd dann sind also die inneren Teile des Embryosacks imstande, sich zu ernähren, ohne Ausbildung irgend eines zu diesem Zwecke dienenden Mechanismus. Wenn aber eine Erweiterung des Embryosacks nicht möglich ist, oder die verdrängten Gewebe ziemlich zart sind, so entstehen im Embryosacke passende Einrichtungen zum Zweck einer größeren Nahrungszufuhr. So entsteht z. B. bei den Dorstenia-Arten ein Haustorium, welches oben ausführlicher beschrieben ist. Die zarten Zellen des Nucellus aber, welche dem Embryosack als Nährmaterial zur Verfügung stehen, genügen nicht und deshalb entstehen im antipodalen Teile die haustoriell funktionierenden Endospermkerne. Solche Endospermkerne wurden bei Urtica cannabina, Urtica urens, Urtica pilulifera, bei Dorstenia contrayerva, Dorstenia drakeaena und Humulus japonicus beobachtet. Sie können wahrscheinlich nicht nur die quantitative Vergrößerung der

Nahrungszufuhr verursachen, sondern haben auch eine qualitative Funktion, nämlich eine chemische Umwandlung der Stoffe herbeizuführen und die letzteren in eine für die Ernährung der oberen Endospermkerne und des Embryos mehr geeignete Form zu bringen. In Wirklichkeit spielen die Endospermkern überall, wo Haustorien vorkommen, eine wichtige Rolle. Aber nicht nur die Endospermkerne, sondern auch die Antipoden können dieselbe Funktion auf sich nehmen. Doch geschieht dies viel seltener. Z. B. Aconitum Napellus stellt einen besonders deutlichen Fall dieser Funktion dar; hier bleiben die Antipoden in der Dreizahl, aber sie vergrößern sich und bleiben längere Zeit funktionsfähig. Bei Tricyrtis hirta ist die Funktion der Antipoden auch außer Zweifel. Die Kerne von Antipoden beschreibt Jkeda in folgender Weise: „When the chalazal end of the antipodal cells becomes more and more elongated downwards their nuclei become highly enlarged and now begins gradually an extraordinary increase of chromatin. The chromatin substance becomes variously aggregated within the nucleus, espacially along the inner periphery of the membrane: it forms a number of big extraordinarily dense and consequently highly stainable, usually chromatinmasses. The single nucleolus gradually becomes very much smaller, so that offen it is hardly to be distinguisched from these chromatine-masses.“ Also haben hier die Antipodenkerne eine den haustoriellen Endospermkernen der Urticifloren ähnliche Gestalt, welche durch dieselbe Funktion verursacht wird. Auch bei Lysichiton sind die Antipoden funktionsfähig.

Wir können jetzt alle diese Erscheinungen kurz in folgender Weise formulieren. Die Ernährung des Embryos und die Ausbildung von Endosperm kann entweder durch Vergrößerung der Absorbtionsfläche des Embryosacks vor sich gehen oder durch Entstehung eines geeigneten Apparates, welcher auch chemische Umwandlungen verursachen kann. Der Mechanismus wird öfter von den Endospermkernen, seltener von den Antipoden vollzogen. Ein Unterschied in der Funktion dieser beiden aus verschiedenen Teilen des Embryosacks entstandenen Mechanismen ist nicht nachzuweisen, da die Kerne der beiden ähnlich aussehen. Selbstverständlich kann die Flächenvergrößerung des Embryosacks mit einem Endospermmechanismus kombiniert sein, wie es bei Urtica cannabina und überhaupt bei vielen anderen Pflanzen der Fall ist. In letzterem Falle tritt deutlich zutage, daß das Gebilde eine quantitative und eine qualitative Rolle spielen kann.

Wir haben bis jetzt die Endospermkerne und die Antipoden im Zusammenhang mit haustoriellen Funktionen besprochen und es bleibt

nur noch übrig, einige Worte über diese Teile des Embryosacks zu sagen. Bei Urtica cannabina ist, wie wir gesehen haben, eine Tendenz zur Vermehrung der Zahl der Antipoden, die aber nur bis auf fünf steigt. Es trat diese Erscheinung dort auf, wo der secundäre Embryosackkern ungeteilt blieb und die Eizelle zu einem größeren Embryo sich entwickelt hat. Als Regel wurde eine große Vermehrung von Antipoden bei Dorstenien festgestellt. Alle diese Antipoden gehen in den jüngsten Stadien der Embryobildung zugrunde. Die rasche Teilung der Antipoden bei Dorstenia-Arten kann man als eine Folge der Ansammlung von zufließender Nahrung ansehen, welche etwas später dem sekundären Empryosackkern zugeführt wird und dann als Reiz die Teilung des letzteren bewirkt. Darauf gehen die Antipoden zugrunde. Dorstenia drakeaena und Dorstenia contrayerva sind parthenogenetisch und man kann vermuten, daß eine gewisse Quantität der Nahrung, welche in den Antipoden sich ansammelt, nötig ist, um den chemischen Reiz auszulösen, der die Teilung des sekundären Embryosackkerns herbeiführt. Die Antipoden aber werden beim Ansammeln der Nahrung zum Teilen gebracht. Wenn bei Urtica cannabina die Teilung des Endosperms nicht stattfindet und nur der Embryo sich teilt, können die Antipoden einen gewissen Überfluß von Nahrung für sich behalten, dann teilen sie sich und übernehmen eine Zeitlang die ihnen nicht angehörige Funktion der Ernährung des Embryos, indem sie mit ihm durch Protoplasmastränge in Verbindung treten, während der sekundäre Embryosackkern unverändert bleibt. Ein besonders auffallendes Beispiel stellt Sparganium dar, wo bis 150 Antipoden entstehen und als Nahrungsreservoir funktionieren. Also entwickeln sich die Antipoden einerseits zu haustoriumartig funktionieren den Organen, wie es oben besprochen wurde, andererseits können sie längere oder kürzere Zeit als Nahrungsreservoire dienen. Von der letzteren Stufe ist ein Schritt zu den schon von Anfang ihrer Entstehung an degenerierten Antipoden. Oben haben wir die im antipodalen Teil entstandenen Endospermkerne, welche physiologische Funktionen leisten, besprochen. Jetzt müssen nur noch einige Worte über die Entstehung des Endosperms bei den Urticifloren gesagt werden. Bei den meisten Arten verschmelzen die Polkerne zum sekundären Embryosackkern, bei anderen bleiben sie längere Zeit getrennt und bei Elatostema sessille verschmelzen sie vielleicht niemals. Ein großes Gewicht kann man auf das Verschmelzen der Polkerne überhaupt nicht legen, weil im Pflanzenreiche das Endosperm auf ziemlich verschiedene Art entsteht, entweder durch Verschmelzung der Polkerne mit dem Spermakern, oder einfach durch Ver-

schmelzung der Polkerne, wie bei den meisten parthenogenetischen Pflanzen, oder aus nicht mit einander verschmelzenden Polkernen, oder sogar nur aus dem oberen Polkern, wie es bei Balanophora vorkommt. Endlich ist es Shibata gelungen durch Anwendung von osmotischen und Wärmereizen den sekundären Embryosackkern bei Monotropa zur Teilung zu bringen. Also kann nur eine experimentelle Untersuchung die Plastizität des sekundären Embryosackkerns näher erläutern.

Zusammenfassung.

Alle Urticaceen zeigen in der Entwicklung des Fruchtknotens und der Samenanlage eine außerordentliche Übereinstimmung. Sie können in zwei Gruppen eingeteilt werden. Bei der ersten Gruppe ist der Fruchtknoten und die Samenanlage gerade ausgebildet. Hierher gehören Urtica cannabina, Urtica dioica, Urtica pilulifera, Urtica urens, Elatostema sessile, Pilea grandis, Pilea nummalariaefolia. Bei den anderen Urticaceen ist die Samenanlage und der Fruchtknoten gekrümmt und durch diese Gebilde kann man nur eine Symmetrieebene legen. Hierher gehören Laportea moroides, Urera baccifera, Parietaria officinalis, Boehmeria platyphylla und Fleurya aestuans. Bei Parietaria officinalis ist der Fruchtknoten in den älteren Blüten etwas gekrümmt, in den jungen ganz gerade; die Samenanlage ist dagegen bei dieser Art in jungen Stadien stark gekrümmt, in älteren weniger. Die Samenanlagen aller Urticaceen der zweiten Gruppe sitzen auf einem Stiel, welcher bei den Krümmungen die Hauptrolle spielt. Bei den Urticaeen der ersten Gruppe ist nur bei Urtica urens ein schwach entwickelter Stiel vorhanden. Einige Fruchtknoten sind dicht von Perigonblättern umgeben (Urtica pilulifera, Parietaria officinalis). Die Perigonblätter bleiben bei den reifen Früchten als fleischige Umhüllung nur bei Laportea moroides und Urera bacciferia.

Die Samenanlagen sind mit zwei Integumenten versehen; das innere verwächst gewöhnlich zu einer Kappe, mit Ausnahme von Urera baccifera, bei welcher eine Mikropyle vorhanden ist und von Urtica urens, bei welcher die Verwachsung sehr schwach ist. Das äußere Integument bleibt bei allen Arten in seiner Entwicklung zurück, außer Parietaria officinalis, bei welcher das äußere das innere weit überholt und die Verwachsung weiter nach oben stattfindet. Wegen der Teilung der Epidermis bei den Samenanlagen und der Schichtzelle liegt der Embryosack, welcher gewöhnlich aus der untersten von den drei Tochterzellen entsteht, tief in dem Nucellus. Wahrscheinlich tritt die Tetradenteilung bei allen Urticaceen auf.

Bei den Moraceen sind alle Arten von Dorstenien und von Morus ganz gleich gebildet. Der Griffel mit seinem Leitungsgewebe führt zu der Samenanlage, welche auf der den Griffel tragenden Seite des Fruchtknotens mittels eines Funiculus befestigt ist. Die Samenanlage ist gewöhnlich am Funiculus nach oben gebogen und besitzt zwei Integumente. Die letzteren sind deutlich auf der von dem Funiculus abgekehrten Seite zu unterscheiden. Auf der zugekehrten Seite sind sie bei Dorstenia contrayerva, Dorstenia drakeana und Morus-Arten noch unterscheidbar; bei Dorstenia turnerifolia sieht man nur einen Wulst, in welchem auf jüngsten Stadien keine Andeutung von den Integumenten zu finden ist. Das innere verwächst bei Dorstenia drakeana und Dorstenia contrayerva, bei Dorstenia turnerifolia jedoch verwächst der Wulst mit beiden Integumenten der anderen Seite. Bei Celtis occidentalis und Celtis australis hängt die Samenanlage oben in dem Fruchtknotenraum etwas auf die eine Seite verschoben. Die Integumete, welche stark wachsen und keinen Raum für Wachstum in gerader Richtung besitzen, weil sie auf die Fruchtknotenwand stoßen, bilden Falten und verwachsen auf diese Weise. Die Cannabineen wurden schon von Zinger, Briosi und Tognini ausführlich beschrieben.

Bei allen Urticaceen und in schwächerer Ausbildung bei anderen Urticifloren sind zweierlei Schichten im basalen Teile des Nucellus vorhanden. Unter dem Embryosack befindet sich eine Schicht von verholzten Zellen (ligninhaltige Schicht) und nach unten von dieser noch eine Schicht, welche aus mehreren Reihen plasmareicher Zellen besteht (plasmareiche Schicht). Außerdem liegen an der Basis des ganzen Fruchtknotens, um das eintretende Gefäßbündel herum, ebenfalls plasmareiche Zellen. Beide Schichten bleiben bei der Samenbildung erhalten, während die Integumente der Urticaceen verdrängt werden und als strukturlose Haut sichtbar sind. Der Nucellus verschwindet bis auf die kleinsten Reste im oberen und unteren Teile.

Der Embryosack ist bei allen Urticifloren gleichartig ausgebildet. Durch die Teilung des primären Embryosackkerns entstehen zwei erste Kerne, welche in gewöhnlicher Weise das Stadium von acht Kernen erreichen. In der weiteren Entwicklung treten bei den Urticifloren verschiedene Schwankungen auf. Der Eiapparat besitzt immer eine Eizelle. Die Synergiden sind nur bei Elatostema sessile, Pilea grandis, Celtis occidentalis normal entwickelt, bei den anderen Arten differenzieren sich die Synergiden gar nicht oder gehen frühzeitig zugrunde. Die Polkerne verschmelzen frühzeitig. Bilder mit aneinander gedrängten Polkernen wurden nicht beobachtet, mit Ausnahme von Dorstenia

turnerifolia. Eine Ausnahme bildet auch Elatostema sessile, bei welcher die Kerne immer getrennt gesehen wurden. Die Antipoden sind gewöhnlich in Dreizahl vorhanden. Normal ausgebildet sind sie nur bei Urtica cannabina, Elatostema sessile, Dorstenia contrayerva und Dorstenia drakeana (bei den zwei letzteren nur auf den jüngsten Stadien). Bei den anderen, von Urtica dioica an, sind sie mehr oder weniger degeneriert. Bei Dorstenia drakeaena und Dorstenia contrayerva beträgt die Zahl der Antipoden im reifen Embryosack viel mehr als drei (10—15), bei Urtica cannabina sind gewöhnlich drei vorhanden, aber oft vermehren sie sich auf fünf. Später gehen sie in allen diesen Fällen zugrunde.

Die Embryonen entstehen nur aus der Eizelle und entwickeln sich in normaler Weise mit Ausnahme von Urtica pilulifera, bei welcher die obere Zelle des Embryoträgers mit der Zeit sich vergrößert und in nähere Verbindung mit dem Endospermgewebe tritt.

Gleichzeitig mit der Embryobildung entsteht das Endosperm, welches nur bei den älteren Stadien zum Endospermgewebe sich ausbildet. Bei der Embryobildung entsteht in dem Embryosack von Urtica cannabina ein Haustorium, welches in den basalen Teil des Nucellus eindringt und eine Reihe von Schichten verdrängt. Eine Andeutung eines Haustoriums ist bei Urtica urens vorhanden. Die anderen Urticaceen bilden kein Haustorium, aber sehr oft zeigen sie Anhäufung von Protoplasma im unteren Teile des Embryosacks mit anders ausgebildeten Endospermkernen, welche an diejenigen von Urtica cannabina erinnern und bei der letzteren im Haustorium sich befinden. Diese Kerne sind größer, mit mehreren Nucleolen ausgestattet und wegen Anwesenheit größerer Mengen von Chromatinsubstanz intensiver gefärbt. Dasselbe wiederholt sich im antipodalen Teile bei Dorstenia drakeaena, Dorstenia contrayerva und Humulus japonicus. In einem Falle, nämlich einmal bei Dorstenia drakeaena, waren auch Plasmafädchen von dem großen Endospermkern bis zum Ende des Embryosacks sichtbar. Der sekundäre Embryosackkern blieb einmal bei Urtica dioica und einmal bei Urtica cannabina ungeteilt, obwohl in den Embryosäcken schon größere Embryonen vorhanden waren. Die Embryobildung geschieht bei Elatostema sessile, Dorstenia contrayerva und Dorstenia drakeana auf parthenogenetischem Wege. Bei Urtica dioica, Urtica cannabina, Urtica pilulifera, Pilea grandis, Pilea nummalariaefolia, Boehmeria platyphylla und wahrscheinlich bei allen anderen auf normalen Wege, da bei Isolieren der weiblichen Exemplare keine Samenentwicklung stattgefunden hat.

Schluß.

1. Die Urticifloren weichen von dem allgemeinen Typus der Dicotyledonen nur in einigen Beziehungen ab.

2. Elatostema sessile, Dorstenia drakeana und Dorstenia contrayerva sind parthenogenetische Pflanzen.

3. Urtica dioica, Urtica cannabina, Urtica pilulifera, Pilea grandis, Pilea nummalariaefolia, Boehmeria platyphylla und wahrscheinlich alle anderen Arten entwickeln ihre Embryonen infolge der Befruchtung.

4. Celtis occidentalis ist chalazogam.

5. Bei Dorstenia-Arten und Urtica cannabina vermehren sich die Antipoden, welche später verschwinden.

6. Die Eizelle ist immer vorhanden, die Synergiden entwickeln sich gar nicht oder gehen sehr früh zugrunde.

7. Die Polkerne verschmelzen meistens frühzeitig zum sekundären Embryosackkern.

8. Bei Elatostema sessile gehen sie in Teilung über, ohne sich vorher zu vereinigen.

9. Der Embryo entsteht in gewöhnlicher Weise.

10. Bei Urtica pilulifera bildet sich im Embryoträger eine große Zelle aus, welche Nahrungsfunktionen erfüllt.

11. Bei Urtica cannabina entsteht ein antipodales Haustorium mit haustoriellen Endospermkernen.

12. Dasselbe kommt in viel kleinerem Maßstabe bei Urtica urens vor.

13. Die haustoriellen Endospermkerne entstehen bei einigen anderen Urticifloren ohne Ausbildung eines Haustoriums.

14. Bei einigen Urticaceen ist der Fruchtknoten und die Samenanlage gekrümmt.

15. Die Krümmung wird bei allen diesen Arten durch den Stiel verursacht, auf welchem die Samenanlage sitzt.

16. Alle Samenanlagen besitzen zwei Integumente, von welchen gewöhnlich das innere verwächst. Das äußere nur bei einigen Arten.

17. Bei der Samenentwicklung werden die Integumente von allen Seiten verdrängt und bilden eine dünne strukturlose Haut.

18. Der Nucellus verschwindet bei der Samenbildung gänzlich oder wird auf eine Zellreihe reduziert.

19. Im basalen Teile sind zwei Schichten vorhanden: eine obere, die ligninhaltige, und eine untere, die plasmareiche, welche bei der Samenbildung beibehalten werden.

20. Die Ernährung des Embryos kann durch Vergrößerung der Absorptionsfläche des Embryosacks oder durch Ausbildung von Haustorialkernen vor sich gehen. In letzterem Falle können sich sowohl Endospermkerne wie auch die Antipoden dieser Funktion anpassen. Es kann auch die Ernährung gleichzeitig durch Vergrößerung der Absorptionsfläche des Embryosacks und durch Haustorialkerne besorgt werden.

21. Die Antipoden können nicht nur funktionsfähig oder funktionslos (wie es gewöhnlich der Fall ist) sein, sondern auch als Nahrungsreservoir dienen.

Literatur.

Balicka-Iwanowska, Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales. Flora 1899, Bd. 86.

Benson, Contribution to the Embryology of the Amentiferae. I. Trans. Linn. Soc. Bot. 1900, 14.

Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora, 1901, Bd. 88.

Ders., Chalazogamy in Carya olivaeformis. Bot. Gaz. 1903, XXXV.

Blackman, On the relation of fertilisation, apogamy and parthenogenesis. New Phytol. 1904, Vol. III.

Campbell, Notes on the structure of the Embryosac in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gaz. 1899, XXVII.

de Candolle, La parthénogenèse chez les plantes d'agrès les travaux recents. Arch. des sciences phys. et nat. 1905, Bd. XIX.

Chodat et Bernard. Sur le sac embryonaire de l'Helosis guyanensis. Journ. de bot. 1900, T. XIV.

Coulter and Chamberlain, Morphology of Angiosperms. 1903.

Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883.

Ders., Organographie der Pflanzen. 1900.

O. Hertwig, Allgemeine Biologie. 1906.

Hofmeister, Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. für wissensch. Bot. 1858, Bd. I.

Ikeda, Studies in the physiological Funktions of Antipodals and the Phenomena of fertilisation in Liliaceae. I Tricrtis hirta. Bull. of the Coll. of agric. Tokyo. 1902, Vol. V.

Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Konigl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1900, Vol. 33.

Ders., Die Tetradenteilung bei Taraxacum und anderen Cichorien. Kongl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 4, Bd. XXXIX.

Kirchner, Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1904.

Lotsy, Balanophora globosa. Ann. jard. botan. de Buit. 1899, Vol. XVI.

Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds univ. arsskrift. 1901, Bd. 36.

Murbeck, Über das Verhalten des Pollenschlauches bei Alchemilla arvensis und das Wesen der Chalazogamie. Lunds univ. Arsskr. 1901.

Ders., Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskr. 1902, Bd. XXXVIII.

Nawaschin, Zur Embryobildung der Birke. Bull. Acad. Imp. sc. St. Petersburg 1992, Bd. XIII.

Ders., Ein neues Beispiel der Chalazogamie. Bot. Zentralbl. 1895, Bd. LXIII.

Ders., Neue Ergebnisse über die Embryologie der Hasel. Bot. Zentralbl. 1895, Bd. LXIII.

Ders., Über das Verhalten des Pollenschlauches bei der Ulme. Bot. Zentralbl. 1899, Bd. LXXVII.

Ostenfeld and Rosenberg, Experimental and cytological studies in the Hieracia. Saertryk af Botanik Tidsskrift, Bd. XXVII, H. 3. Kopenhavn 1906.

Osterwalder, Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus. Flora 1898, Bd. 85.

Overton, Parthenogenesis in Thalictrum purpurascens. Bot. Gaz. 1902, Vol. XXXIII und Ber. d. D. Bot. Ges. 1904.

Pirotta e Longo, Basogamia, Mesogamia, Acrogamia. Bot. Zentralbl. 1901, Bd. LXXXVI.

Dies., Osservazioni e ricerche sul Cynomorium coccineum. Bot. Zentralbl. 1901, Bd. LXXXVI.

Ritter, Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica. Abhandl. d. Naturwissensch. Vereins zu Bremen 1906, Bd. XVIII.

Rosenberg, Über die Embryobildung in der Gattung Hieracium. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, Bd. XXIV.

Schaffner, The Embryosac of Alisma Plantago. Bot. Gaz. 1896, Vol. XXI.

Ders., Contribution to the life history of Sagittaria variabilis. Bot. Gaz. 1897, Vol. XXIII.

Schibata, Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa. Biolog. Zentralbl. 1902, Nr. 22.

Schnegg, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gunnera. Flora 1902, Bd. 90.

Schwere, Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von Taraxacum officinale. Flora 1896, Bd. 82.

Strasburger, Die Apogamie bei Eualchemillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI.

van Tieghem, L'hypostase dans l'ovule et la graine des Rosacées. Annales des sciences nat. bot. 1902, Tome XVI.

Treub, L'organe femelle et l'apogamie du Balanophora elongata. Ann. du jard. bot. de Buit. 1898, T. XV.

Ders., L'organe femelle et l'embryogénèse dans le Ficus hirta. Ann. du jard. bot. de Buit. 1902, T. XVIII.

Ders, L'apogamie de l'Elatostema acuminatum. Ann. du jardin bot. de Buit. 1906, Vol. XX.

Tognini e Briosi, Intorno alla anatomia della Canapa. Atti dell' utituto botan. dell' univ. du Pavia. 1894, Vol. III.

Went and Blaauw, A case of apogamy with Dasylirion acrotrichum.

Winkler, Über Parthonogenesis bei Wikstroemia indica. Ann. du jard. de Buit. 2e serie. 1906, T. V.

Zinger, Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Infloreszenzen bei Cannabineen. Flora 1898, Bd. 85.

Über die anatomische Ursache der hygrochastischen Bewegungen der sog. Jerichorosen und einiger anderer Wüstenpflanzen (Anastatica, Odontospermum, Geigeria, Fagonia, Zygophyllum).

Von **C. Steinbrinck** und **H. Schinz.**

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

Als Hygrochasie hat Ascherson[1]) die Erscheinung bezeichnet, „daß bei Pflanzen von Gebieten, wo Trockenzeiten mit Perioden mehr oder weniger reichlicher Niederschläge abwechseln, ihre Fruchtstände oder Früchte (mitunter beide) infolge von Durchtränkung mit Wasser Bewegungen ausführen, die die Ausstreuung der Samen bzw. Sporen erleichtern, beim Austrocknen sich aber wieder schließen.“ Als bekannteste Beispiele nennt Ascherson die beiden „Jerichorosen“ der nordafrikanischen und westasiatischen Wüsten, Odontospermum pygmaeum (DC.) Benth. et Hook. und Anastatica hierochuntica L., wobei er die Meinung ausspricht, das die erstgenannte Pflanze die wahre Jerichorose sei, die im Mittelalter von Kreuzfahrern und Pilgern als Symbol der Auferstehung aus dem Heiligen Lande heimgebracht worden ist. Am Schlusse unserer Mitteilung werden wir nachzuweisen suchen, daß diese Auffassung irrtümlich und Anastatica die „Jerichorose“ der Christen und Muhammedaner gewesen ist. Unser Hauptthema bildet aber die physikalische Erklärung der hygrochastischen Bewegungen bei den beiden genannten und bei einer Anzahl anderer Pflanzen, die am angegebenen Orte von Ascherson aufgezählt sind. Von diesen anderen ist Mesembryanthemum bereits im Jahre 1883 von einem von uns besprochen[2]), Aptosimum von Weberbauer[3]) und von E. Weber[4]) geschildert worden. Bei Selaginella lepidophylla beruhen die hygrochastischen Erscheinungen wahrscheinlich auf denselben Ursachen wie das Schwellen der Moospolster bei neuer Durchtränkung[5]), sie treten daher auch an den lebenden Organen ein. Die Bewegungen der Doldenstrahlen von Ammi Visnaga sind auch bereits als Kohäsionswirkungen gekennzeichnet[6]). So bleiben denn insbesondere noch die Bewohner

1) Ber. d. Deutschen Bot. Ges. 1892, pag. 94 ff.
2) Ber. d. D. Bot. Ges. 1883, pag. 339 u. 360.
3) Beihefte z. Bot. Zentralbl. 1901, Bd. X, pag. 4.
4) Ibidem 1906, Abt. II, Heft 1, pag. 14.
5) Vgl. Biol. Zentralbl. 1906, pag. 675.
6) Ber. d. D. Bot. Ges. 1902, pag. 128.

der ägyptischen Wüste, Fagonia und Zygophyllum, sowie die südafrikanische Komposite Geigeria zu untersuchen. Es handelt sich dabei hauptsächlich darum, ob sich auch ihre hygroskopischen Krümmungen aus der Gewebe- bzw. Membranstruktur erklären lassen, ob sie sich also in den Rahmen der Theorie fügen, die von einem von uns seit Jahren in zahlreichen Mitteilungen behandelt und jüngst in einem Referate des Biol. Zentralblattes (1906, Nr. 20 und 21) möglichst allgemeinverständlich in Kürze dargestellt worden ist.

An einigen der obengenannten Pflanzen hatten wir nun bereits im Jahre 1898 diesbezügliche Untersuchungen angestellt. Ihre Resultate stimmten in der Tat mit der „Strukturtheorie" durchaus überein. Da wir aber die bezeichnete Theorie für genügend befestigt und durch sehr zahlreiche Fälle hinreichend belegt glaubten, so hielten wir es damals nicht für der Mühe wert, jene Untersuchungen zu veröffentlichen.

Durch ein botanisches Referat der „Naturwiss. Rundschau" vom Juni 1907 (Nr. 28, pag. 358) wurden wir aber darüber belehrt, daß selbst am Sitze Schwendeners, der bei der „Strukturtheorie" so wesentlich mit beteiligt ist, diese Theorie noch nicht genügend gewürdigt wird und mußten daraus schließen, daß die Veröffentlichung unserer Ergebnisse immerhin geeignet sei, anderen unnötige Arbeit zu ersparen und somit den wissenschaftlichen Fortschritt rascher zu fördern.

Dieses Referat bezieht sich auf eine in der Österreich. Bot. Zeitschr. (1907, pag. 8—14 und 58—65) erschienene Arbeit von O. Kleiner „Über hygroskopische Krümmungsbewegungen bei Kompositen," in der u. a. die Hygrochasie von Odontospermum pygmaeum erörtert wird.

Nach dem Referate der Nat. Rundschau glaubt Kleiner die Bewegungen ihrer Hüllschuppen auf einen chemischen Gegensatz der Zellmembranen in den beteiligten Geweben zurückführen zu können; die Wandungen des Quellgewebes sollen nämlich aus Zellulose bestehen, die des Widerstandsgewebes dagegen verholzt sein. Der Referent (O. Damm) fügt hinzu, daß nach Leclerc du Sablon auch die Bewegungen, welche die Äste von Anastatica zeigen, auf demselben chemischen Gegensatz der antagonistischen Membranen beruhen sollen und schließt daraus, daß hiernach der Verholzung in der Tat ein bestimmender Einfluß auf die Quellungsfähigkeit zuzukommen scheine.

Diese Frage ist somit wohl einer eingehenden Erörterung wert, und ihr ist darum der erste Abschnitt der nachfolgenden Mitteilung gewidmet. Ein zweiter Abschnitt soll sich mit dem Verwendungsbereich des Polarisationsapparates zur Erforschung der hygroskopischen Mechanismen beschäftigen. In dieser Hinsicht ist nämlich bisher sozu-

sagen ausschließlich von dem Gegensatz zwischen Additions- und Subtraktionsfarben Gebrauch gemacht worden, die bei Einschaltung eines Gipsplättchens bekannter Farbe auftreten und in den Membranen das Vorhandensein eines Antagonismus zwischen „Steil"- und „Flach"struktur [1]) bekunden.

Auf Abstufungen von additionellen und subtraktiven Farben untereinander ist bis jetzt aber weniger geachtet worden, weil ihr Ton ja nicht allein vom Membrangefüge bedingt ist, sondern, ebenso wie der eines Gipsplättchens, von der Dicke der Einzelmembran selbst oder von der Dicke des Schnittpräparates abhängt, die ja oft keine gleichmäßige ist. Es soll nun im zweiten Abschnitt gezeigt werden, daß solche Farbenabstufungen unter Umständen ebenfalls vorzüglich dazu geeignet sind, um entsprechende Strukturdifferenzen benachbarter Zellwandungen kenntlich zu machen.

Der Abschnitt 3 wird dann die Einzelerklärung der hygrochastischen Apparate bringen und Abschnitt 4 die Frage nach der „wahren" Jerichorose behandeln.

I. Über den Vergleich zwischen Zellulose- und verholzten Membranen in bezug auf ihre Quellungsfähigkeit.

Die Vermutug, daß Zellulosehäute stärker schrumpfen als verholzte, verdankt ihre Entstehung wahrscheinlich einer mißdeuteten alltäglichen Erfahrung. Ein jeder hat ja die Wahrnehmung gemacht, daß beispielsweise ein Apfel beim Wasserverlust weit stärker schwindet, als dies bei einer gleich großen Holzkugel der Fall sein würde, oder der Blattstiel einer Runkelrübe, ein eßbarer Spargelschößling u. dgl. stärker als ein gleich dicker Baumast. In der Tat bleibt diese große Verschiedenheit des Maßes der Größenabnahme auch noch bestehen, wenn bei den saftigen Geweben das Schwinden der Turgordehnung mit in Rechnung gezogen wird. Diese Differenzen haben aber ihre wahre Ursache hauptsächlich darin, daß die erwähnten Zellulosegewebe beim Wasserverlust nicht bloß schrumpfen, sondern auch schrumpfeln. D. h. die starke Volumverringerung beruht in erster Linie nicht auf der Kontraktion ihrer Membranen, sondern auf der Einfaltung und Zer-

---

1) Diese Ausdrücke sollen hier die Richtung der Strukturelemente (Mizelle?) hinsichtlich der Längsachse der Zellen oder event. des Organs kennzeichnen. Von Steilstruktur sprechen wir dann, wenn der Winkel, unter dem diese Membranbestandteile (und somit auch die event. auftretenden Poren, Streifen, Verdickungsfasern) gegen die Längsachse geneigt sind, zwischen 0° und 45° liegt, von Flachstruktur, wenn seine Größe zwischen 45° und 90° beträgt.

knitterung derselben durch den Kohäsionszug des schwindenden Saftes. In Wirklichkeit läßt sich bei genauen Messungen an natürlichen verholzten und unverholzten Membranen der vermutete Unterschied in der Quellungs- und Schrumpfungsfähigkeit als durchgreifendes Merkmal nicht aufrecht erhalten.

Allerdings hat Leclerc du Sablon diese Differenz nicht allein bei Anastatica (s. o. pag. 472), sondern auch im Antherengewebe zu konstatieren gemeint[1]). Er behauptete nämlich, daß sich die dünnen Wandpartien der fibrösen Antherenzellen aus dem Grunde stärker kontrahierten als die Verdickungsgebilde derselben Zellen, weil die ersteren aus Zellulose beständen, die letzteren dagegen verholzt seien. Einen eingehenden Nachweis dieser chemischen Differenz sucht man bei ihm aber vergebens. Zudem ist durch einen von uns bereits früher hervorgehoben worden, daß die Anwendung der bekannten Reagentien auf Verholzung, nämlich Phlorogluzin und Salzsäure, sowie Anilinchlorid, bei manchen Antheren die von Leclerc angenommenen Substanzverschiedenheiten nicht bestätigt hat; die dünneren Membranregionen derselben färben sich nämlich ebenfalls rot, bzw. gelb; oder die Verdickungsfasern und -platten nehmen so wenig Farbe an wie die dünneren Partien[2]). Dem entsprechend haben auch Schwendener und Colling, die im übrigen Leclercs Ansicht von der stärkeren Kontraktion der unverdickten Wandungen teilen, die Begründung der Kontraktionsdifferenz durch die Substanzverschiedenheiten fallen lassen oder sogar direkt als irrtümlich erklärt[3]).

Auch in den Ästen von Anastatica hierochuntica haben wir vergeblich nach der Wirksamkeit der Zellulosemembranen gesucht, die nach Leclerc die Krümmungen verursachen sollen. Es muß hier gleich vorweggenommen werden, daß nach unserer Untersuchung die hygroskopischen Bewegungen der Anastatica-Äste hauptsächlich darauf beruhen, daß die mechanischen Fasern der morphologischen Oberseite querporig, die der Unterseite steilporig sind (vgl. Fig. 8a pag. 490). Beiderlei Fasern färben sich aber bei genügender Schnittdicke mit Phlorogluzin gleichmäßig tiefrot. An den Flanken der gekrümmten Ästchen stoßen sie nun unvermittelt aufeinander (vgl. Fig. 8b). Das Polarisationsmikroskop läßt an solchen Flankenschnitten bei Einschaltung

---

1) Recherches sur la déhiscence et la structure des anthères. Annales des sciences nat., 7 série I, pag. 97 ff.

2) Siehe Bot. Jaarboek der Dodonaea, Gent 1895, Bd. VII, pag. 300 u. 302.

3) Schwendener, Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1899, Bd. VI, pag. 104; Colling, Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel. Dissertation, Berlin 1905, pag. 10 u. 25.

von Gipsplättchen die Grenze sehr deutlich und scharf aus den entgegengesetzten Farben erkennen [1]), selbst an Schnitten, die mit Phlorogluzin ganz und gar durchfärbt sind. Merkt man sich aber bei der Betrachtung solcher Präparate die Grenze, die das polarisierte Licht hervortreten läßt, und nimmt dann den Analysator weg, so kann man sich überzeugen, daß dem weiten Sprunge in den Polarisationsfarben an jener Stelle nicht einmal eine Abstufung in der Phlorogluzinfärbung entspricht; die Fasern sind eben alle stark verholzt.

Genau dieselben Beobachtungen sind aber auch bei der anderen Jerichorose Odontospermum anzustellen, für die, wie oben berichtet, Kleiner ebenfalls den Gegensatz von Zellulose und verholzter Membran als Ursache ihrer hygroskopischen Bewegungen ansieht. Bei O. pygmaeum haben wir auf Quer- und Längsschnitten durch das Fasergewebe ihrer Hüllschuppen nicht allein bei den äußeren, sondern auch an den inneren Fasern die Holzstoffreaktionen aufgefunden. Einigermaßen dicke Schnitte waren gleichmäßig tiefrot durchfärbt. In dünnen Schnitten war die Tiefe des Farbentons bald bei den äußeren, bald bei den inneren Fasern erhöht, je nach der Schnittdicke an der betreffenden Stelle, wobei zu berücksichtigen ist, daß die äußeren Fasern von Natur schon dunkler gefärbt sind. Im polarisierten Licht tritt dagegen der Gegensatz zwischen Innen- und Außenfasern an radialen Längsschnitten ebenso klar hervor, wie bei Anastatica, und wiederum sogar an solchen Präparaten, die vorher mit Phlorogluzin oder Chloranilin intensiv tingiert sind. Es sei gleich hinzugefügt, daß sich auch bei Geigeria und Fagonia keine chemischen Gegensätze in ihren hygroskopisch-wirksamen Geweben gefunden haben. Auch bei ihnen ist nicht nur die Widerstandszone, sondern auch die Quellungszone verholzt.

So hinfällig sind die Argumente, die aus unseren hygroskopischen Mechanismen selbst für die Annahme von dem ausschlaggebenden Einflusse der Verholzung auf die Quellung geschöpft worden sind. Nun glaubt allerdings Sonntag auf anderem Wege, und zwar durch vergleichende Messungen an verholzten Stereomfasern in natürlichem und mazeriertem Zustande, exakt bewiesen zu haben, daß die Verholzung der Membran wirklich eine Verringerung ihres Quellungsmaßes nach sich ziehe [2]). Sein Beweisverfahren scheint uns aber nicht stichhaltig zu sein.

---

1) Bei Einschaltung der Gipsplatte Rot I sind es Tiefblau und Hellgelbrot.

2) Ber. d. D. Bot. Ges. 1901, pag. 138: „Verholzung und mechanische Eigenschaften der Zellwände".

Gehen wir auf seine Argumentation genauer ein! Von der natürlichen Kokosfaser teilt er mit, daß ihre Membran nicht weniger als 58% „inkrustierender Substanz“ enthalte. Hiernach sei die Kokosfaser als ungemein stark verholzt anzusprechen; der prozentisehe Gehalt an Inkrustationsmasse gebe nämlich ein weit sichereres Mittel zur Beurteilung des Grades der Verholzung ab, als die färbenden Reagentien. Sonntag sucht der Faser nun diese Einlagerungen durch Behandlung mit chlorsaurem Kali und Salzsäure zu entziehen und berichtet, daß Phlorogluzin kaum noch Spuren von Rotfärbung hervorgebracht habe, nachdem die Fasern $1^1/_2$ bis mehrere Wochen hindurch mit dem Mazerationsgemisch ausgelaugt worden waren. Danach seien so „gebleichte“ Fasern als fast reine Zellulosemassen anzusehen. Diese Zelluloserückstände sind es nun, die von Sonntag benutzt wurden, um daraus ein Urteil über den Einfluß der Verholzung auf die Quellbarkeit zu gewinnen.

Sonntag hat nämlich sowohl ausgelaugte als natürliche Faserbündel erst in absolutem Alkohol und dann zum zweiten Male nach längerem Verweilen in Wasser gemessen. Er findet hierdurch das Maß der Quellung infolge des Auslaugungsprozesses tatsächlich von 2,7% auf 15% erhöht und glaubt nicht nötig zu haben, diesen Zahlen noch weitere Erläuterungen hinzuzufügen: „sie beweisen klar, daß die Verholzung der Membran in untrennbarem Zusammenhang mit der Quellungsfähigkeit steht und daß die geringe Quellbarkeit vieler Membranen von ihrer Verholzung herrührt“ (l. c. pag. 144).

Dieser Schluß erscheint uns aber entschieden übereilt. Sonntag hat nämlich übersehen, daß er aus dem Quellungsmaß seiner Zelluloserückstände durchaus nicht auf die Quellbarkeit der natürlichen Zellulosewände schließen darf. Die hohe Schrumpfungs- und Quellungsfähigkeit seiner ausgelaugten Fasern ist ja gar nicht verwunderlich; ist doch der Wassergehalt derselben durch das Mazerationsverfahren außerordentlich gesteigert worden! Denn wodurch anders sind die Inkrustationsmassen des Membrangerüstes beim Auslaugen ersetzt worden, als durch Flüssigkeitsteilchen, d. h. hauptsächlich durch Wasser? Wäre dies Wasser nicht in die Membran eingelagert worden, so hätte ja das Volum der Fasern infolge der Mazeration auf weniger als seine Hälfte herabsinken müssen, da doch die inkrustierenden Substanzen ursprünglich mehr als die Hälfte der ganzen Wandmasse betragen haben. Eine solche Volumverringerung durch das Auslaugen ist aber sicherlich nicht eingetreten, und die natürlichen Zellulosewände sind ohne Zweifel bei weitem weniger locker aufgebaut als Sonntags Zellulosereste und daher auch im allgemeinen weit weniger wasserreich. Mithin ist aus Sonn-

tags Ergebnissen ein Schluß auf die Quellbarkeit der natürlichen Zellulosehäute nicht gestattet. — Gewiß ist ja zuzugeben, daß bei Sonntags Verfahren die Wegnahme der „verholzenden" Substanzen die Schrumpfungs- und Quellungsmaße gesteigert hat, und dennoch ist der Schluß unberechtigt, daß diese Erhöhung durch die chemische Natur der beseitigten Membranbestandteile bedingt sei. Man stelle sich vor, daß es ein chemisches Mittel gäbe, den verholzten Fasern die Zellulose anstatt des „Lignins" zu entziehen und das Gerüst der „inkrustierenden Substanzen" intakt zurückzulassen. Unter gleichen Umständen, wie vorher angegeben, würde man ohne Zweifel die Quellbarkeit hierdurch wiederum ungemein gesteigert finden; denn es wären ja wieder große Mengen Wasser eingelagert; — diesmal jedoch anstelle der Zellulosepartikeln. Würde dann nach Sonntags Schlußverfahren nicht ebensogut der klare Beweis dafür geliefert scheinen, daß die geringe Quellbarkeit der natürlichen verholzten Faser umgekehrt durch die Anwesenheit der Zellulose herbeigeführt sei, und demnach den stärker verholzten Membranen die größere Quellbarkeit zukomme?

Ich denke, der eine Schluß wäre so verfehlt, wie der andere es ist. Das lockere oder dichtere Gefüge ist es, was in erster Linie das Quellungsmaß der Membranen bedingt; und darum beherrscht die Struktur auch die Lage der Quellungsachsen in hohem Maße, fast unabhängig von der chemischen Beschaffenheit der Membran. Möglicherweise sind die „inkrustierenden Substanzen" der verholzten Wände neben den Zellulosepartikeln z. T. nicht als selbständige Molekülkomplexe vorhanden, sondern sie bilden Bestandteile der Molekularverbände oder Moleküle der Zellulose. Dann wird man annehmen müssen, daß diese „Mizelle" durch die Auslaugung in kleinere gespalten werden. Auch ein solcher Zerfall bringt ja nach Nägeli und Schwendener eine größere Quellbarkeit hervor. Man muß also unseres Erachtens Schellenberg nur zustimmen, wenn er sagt[1]): „Man kann die Verholzung einer Membran mit der Quellungsfähigkeit nicht in Zusammenhang bringen, und die geringe Quellbarkeit vieler verholzter Membranen rührt nicht davon her, daß sie stark verholzt sind." Allem Anschein nach steht Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie auf einem ähnlichen Standpunkte. Denn darin heißt es Bd. II, pag. 61 zur Frage nach der Bedeutung der Verholzung: „Die sehr verschiedene Quellungsfähigkeit lehrt, daß mit demselben Material Bauwerke und Wandungen von sehr verschiedener physikalischer Qualität herstellbar sind."

---

1) Jahrb. f. wissensch. Bot. 1896, Bd. XXIX, pag. 240.

Hiernach kann es also sehr wohl auch vorkommen, daß in einem Pflanzengewebe, wo Zellen mit Zellulose- und mit verholzten Wänden nebeneinander liegen, die ersteren tatsächlich eine größere Quellbarkeit besitzen. Sonntag beruft sich auf ein solches Beispiel, nämlich auf die Darstellung, die Tschirch über den Rollmechanismus einiger Grasblätter gegeben hat. Der fragliche Mechanismus ist in Wirklichkeit noch nicht ganz klargestellt; aber man dürfte die Richtigkeit der Angaben von Tschirch unbesorgt annehmen, ohne daß man darum denselben eine allgemeinere Tragweite beizulegen brauchte. In dieser Beziehung wird die Beweiskraft des von Sonntag angeführten Beispiels schon durch das längst bekannte Verhalten der Schmetterlingshülsen umgestoßen. Viele derselben rollen bekanntlich ihre Klappen nach der Reife schraubig ein, und eine ihrer Schraubenflächen wird von verholzten Fasern, die entgegengesetzte meist von Parenchym mit dicken Zellulosewänden eingenommen. Nach Sonntags Anschauung müßte man voraussetzen, daß sich die letzteren beim Austrocknen stärker kontrahierten, also die Innenfläche der Schraube einnähmen; es ist jedoch das Gegenteil der Fall.

Ein anderes Beispiel solcher Art gewähren nun die Hüllblätter von Fruchtköpfen einheimischer Kompositen, wie Carlina, Cirsium, Centaurea u. a., die auch Kleiner untersucht hat und die hier einen um so passenderen Platz finden, als ihre Bewegungen in geradem Gegensatz zu den später zu erörternden Krümmungen der Fruchtschuppen von Geigeria und Odontospermum stehen. Sie geben daher ein sehr geeignetes Vergleichsobjekt für diese ab. Die Erklärung ihrer Bewegungen aus der Membranstruktur, die schon 1888 ausgesprochen und 1896 näher erläutert worden ist[1]), hat Kleiner offenbar übersehen. Er gibt daher zwar ganz richtig an, daß bei diesen Bewegungen Sklerenchymfasern eine Rolle spielen, deren Länge beim Quellen und Schrumpfen erheblich zu- und abnimmt, weiß aber nicht, daß dieses Verhalten durch ihre Querstruktur bedingt ist. Er hat aber ferner, was für unsere augenblickliche Erörterung von Wichtigkeit ist, unbeachtet gelassen, daß diese stark quellbaren Fasern verholzt sind, die weniger quellbaren benachbarten Parenchymzellen aber, die Kleiner ausschließlich als Widerstandsgewebe ansieht, Zellulosewände aufweisen[2]). Bei den verholzten Fasern hat Kleiner bei

1) Ber. d. D. Bot. Ges. 1888, pag. 388 und Bot. Jaarboek d. Dodonaea, Gent 1895, pag. 236, bez. Centaurea Scabiosa.

2) Die Färbungen mit Phloroglucin, Chloranilin und Jodchlorzink geben dies übereinstimmend zu erkennen bei Carlina und Centaurea.

Wasserzusatz eine Verlängerung von 7—20 %, bei den unverholzten Zellen eine solche von nur 2—3 % gemessen. Wie reimt sich dies mit der Auffassung, daß die Quellung durch die Verholzung herabgesetzt werde? Obendrein hat Kleiner die Mitwirkung einer dritten Gewebslage von schmalen Fasern übersehen, die hauptsächlich der Innenepidermis angehören, aber auch vielfach noch in einer zweiten Zone darunter auftreten. Auch sie sind gar nicht oder kaum verholzt, verkürzen sich aber beim Trockenwerden noch viel weniger als die Elemente des Parenchyms. Woher kommen diese Differenzen?

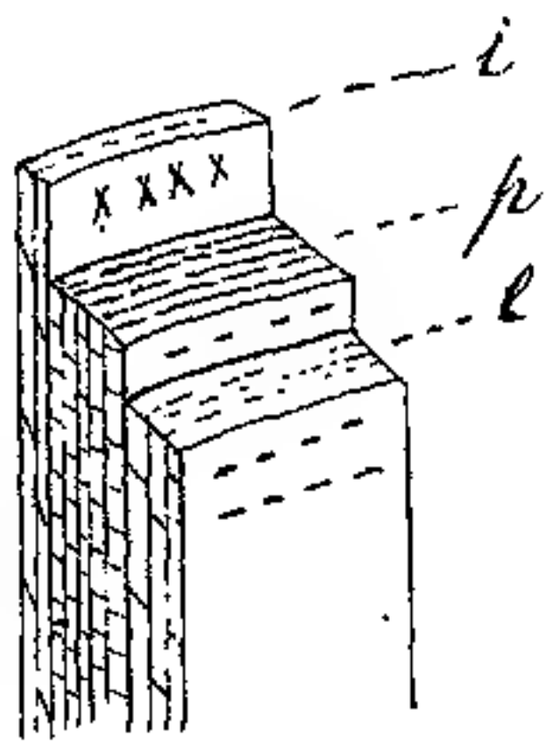


Fig. 1 *a*.

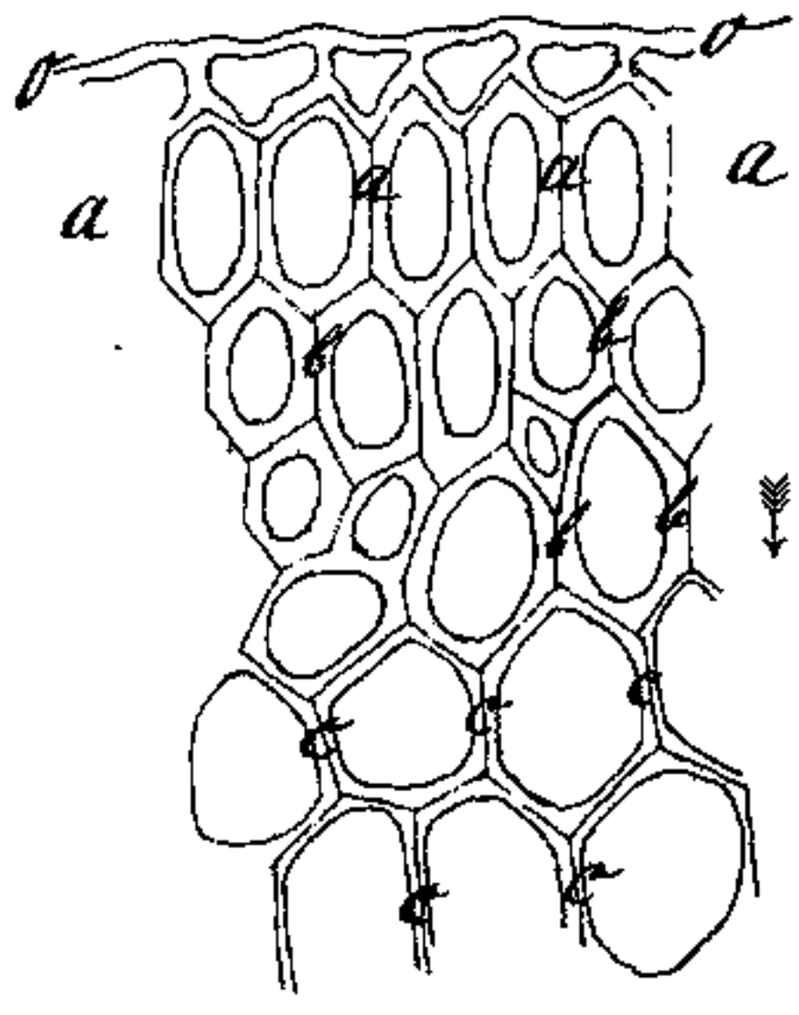


Fig. 1 *b*.

Carlina acaulis (var. caulescens), strahlende Hüllschuppe des reifen Fruchtkopfes.

a) Strukturschema eines radialen Längsschnittes; *i* die einfache oder doppelte Lage der innersten steilgeporten Fasern; *p* das querporige Parenchym; *e* die mehrfache Lage der äußeren quergeporten Fasern. (Um die Struktur eintragen zu können, sind die Lagen abgestuft gezeichnet.)

b) Querschnittstück durch die äußere Oberhaut *o* und durch angrenzende Faser- und Parenchymzellen. Der Pfeil gibt die Richtung der größeren optischen Achse eines Gipsblättchens Rot I an. Mit diesem erscheinen im polarisierten Lichte die Wände *aa* blaugrün, die Radialwände *bb* hellblau, die Wände *cc* dunkelblau.

Eine befriedigende Erklärung liefert nur die Berücksichtigung der Membranstruktur, wie sie von Carlina acaulis durch das Schema der Fig. 1 veranschaulicht ist. Die starke Längskontraktion der äußeren verholzten Fasern *e* beim Austrocknen beruht wie gesagt darauf, daß sie querporig sind, die geringe Längenabnahme der innersten unverholzten *i* auf ihrer Steilstruktur. Auch das Parenchym *p* ist quergeport. Infolge dieser Struktur rollen sich also Tangentialspäne, die durch Abschaben mit dem Skalpell gewonnen sind und nur die Innenfasern nebst einem

Teil des benachbarten Parenchyms enthalten, beim Austrocknen sehr intensiv nach außen um. Der Rest, bestehend aus den äußeren querporigen Fasern und anhängendem Parenchym, krümmt sich bei der Wasserabgabe anfangs nach innen, weil das zartwandigere Parenchym zuerst austrocknet. Dann aber ändert sich die Krümmung und bleibt dauernd nach außen gewendet, wenn sie auch bedeutend geringer ausfällt als bei den Gewebsstreifen, die außer den Parenchymzellen die Innenfasern enthalten. Somit spielt der Antagonismus der äußeren und inneren Fasern in dem hygroskopischen Apparat die Hauptrolle; das Parenchym tritt jedoch unterstützend auf. Das Polarisationsmikroskop gewährt an Radialschnitten über diese Verhältnisse unmittelbaren Aufschluß, ohne daß man nötig hat, auf die Porenlage zu achten. Die inneren Fasern erscheinen nämlich in Subtraktionsfarbe, wenn das Parenchym und die äußeren Fasern Additionsfarben aufweisen und umgekehrt. Dies steht nun ja ganz im Einklang mit den angegebenen Strukturverhältnissen, und insofern wird der sachverständige Leser befriedigt sein. Er wird aber mit Recht die Frage aufwerfen: Woher rührt denn nun der große Unterschied zwischen dem Parenchym und den verholzten äußeren Fasern, wenn sie doch beide übereinstimmend nach Ausweis ihrer Porenlage Querstruktur besitzen? Darüber wird uns hoffentlich der folgende Abschnitt einigen Aufschluß geben, insofern wenigstens, als die Polarisationserscheinungen darauf hinweisen, daß die Quellungsdifferenzen mit Differenzen der inneren Struktur auch hier verknüpft sind.

II. Über den Aufklärungsbereich des Polarisationsmiskroskops hinsichtlich der Quellungsdifferenzen.

Die Frage, mit der wir uns hier zunächst zu beschäftigen haben, lautet: Lassen sich bei Zellen desselben Organs, die nach Ausweis der Porenlage gleichartige Membranstruktur haben, mit Hilfe des polarisierten Lichtes doch noch Differenzen in ihrem Gefüge nachweisen, die mit den Quellungsmaßen in innerem Zusammenhang stehen können?

Zur Beantwortung dieser Frage prüfen wir zuerst Radialschnitte durch Hüllblätter von Carlina acaulis, von denen am Schlusse des vorigen Abschnitts die Rede war und von denen Fig. 1 *a* ein Schema gibt, mit dem Polarisationsapparat, etwa unter Einschaltnng des Gipsplättchens Rot I, möglichst genau. Liegt die längere optische Achse den Poren des Parenchyms ϕ und der Außenfasern e (Fig. 1 *a*) parallel, so finden wir in einem bestimmten Falle etwa folgende Farbenskala:

1. Innenfasern *i*: Gelbrot IO.
2. Parenchym *p*, Flächenansicht: Purpur IIO.
   Profilansicht der durchschnittenen Tangentialwände: Tiefblau IIO.
3. Äußere verholzte Fasern *e*, innerste Lage: Blau IIO.
   zweite Lage: Blaugrün IIO.
   dritte Lage: Orangerötlich IIO.

Die Polarisationsfarbe erhöht sich also um so mehr, je mehr man nach außen fortschreitet. Während die Wandungen des Parenchyms der neutralen Färbung noch ziemlich nahe kommen, werden die Farben nach außen hin immer extremer.

Zur Bestätigung betrachten wir einen mehr basalen Schnitt aus der Gegend der Mittelrippe. Die Farbenverteilung ist folgende:

1. Innenfasern *i*, etwa 4 Reihen mit den Abstufungen:
   a) Hellgelb IO,
   b) Orange IO,
   c) Hellrot IO.
2. Parenchym *p* (wie oben) d) Purpur IIO mit Blau IIO.
3. Außenfasern *e* etwa 8 Reihen mit den Stufen:
   e) Blau IIO,
   f) Blaugrün IIO,
   g) Grüngelb IIO,
   h) Gelb IIO,
   i) Gelbrot IIO,
   k) rötlich IIO.

Man vergleiche mit diesem Befunde etwa die Farbentafel, die Ambronns „Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops“ beigegeben ist. Man wird dann finden, daß die mitgeteilte Farbenverteilung der natürlichen, aber stufenweise ansteigenden Farbenskala genau entspricht. Wäre diese Farbenabtönung allein durch ungleichförmige Schnittdicke bedingt, d. h. dadurch, daß die untersuchten Präparate zufällig stellenweise dicker ausgefallen wären, so könnte die Farbenverteilung nicht so konstant auftreten, sondern müßte sich auch häufig umkehren oder ganz ausbleiben.

Man könnte aber mit Recht geltend machen, daß die ungleichen Färbungen auch bei gleichförmiger Schnittdicke möglicherweise lediglich dadurch hervorgerufen seien, daß die Zellwandungen nach außen allmählich an Mächtigkeit zunähmen. In der Tat sind die Wände der äußeren Fasern stärker verdickt als die des Parenchyms. Eine Untersuchung von Querschnitten durch Hüllblätter von Carlina lehrt aber

wohl unzweifelhaft, daß dieser Unterschied nicht die Hauptursache für die besprochene Farbenabstufung sein kann.

Fig. 1 *b* stellt ein Stückchen eines solchen Querschnitts mit einigen Außenfasern und Parenchymzellen dar. Es ist eine Stelle ausgewählt, wo die Radialwände (*a*—*a*, *b*—*b*, *c*—*c*) mehrerer Zellagen nahezu parallel gerichtet sind. An einem solchen Schnitt stelle man nun folgende Beobachtungen an: Man richte ihn so, daß diese Radialwände bei gekreuzten Nikols in Diagonalstellung sind und bringe die längere optische Achse eines Gipsplättchens in dieselbe Richtung oder senkrecht dazu. Man wird nun regelmäßig wahrnehmen, daß die Wände *a* und *b* der äußeren Fasern extremer gefärbt sind, als die Wände *c* des Parenchyms und wird sehr oft auch noch eine Steigerung der Farbe beim Übergang von *b* nach *a* antreffen. Recht häufig erscheinen z. B., wenn die lange optische Achse des Gipsblättchens Rot I den erwähnten Radialwänden parallel läuft, die Wände *c* dunkelblau, die Wände *b* hellblau und die äußersten *a* grünblau. Soviel sich beurteilen läßt, treten dieselben Farbenabstufungen auch bei gleichmäßiger Schnittdicke auf. Da die Wanddicke aber auf dem Querschnitt auf den Farbenton keinen Einfluß haben kann, so darf man bei der Übereinstimmung der Reaktionen des Quer- und Längsschnitts wohl mit großer Sicherheit schließen, daß die Farbenabtönung tatsächlich durch Unterschiede im inneren Gefüge der Membranen hervorgerufen sind, d. h. daß die äußeren Membranen in Wirklichkeit stärker polarisieren. Die Eigentümlichkeiten des Baues, die wir als Querstruktur bezeichnen, sind m. and. Worten bei den peripherischen Elementen gesteigert.

Auf Grund der Mizellartheorie können wir uns auch leicht ein Bild davon machen, worin diese Änderung der Struktur besteht. Stellen wir uns, wie üblich, die Mizelle stabförmig gestreckt vor, so brauchen wir bloß anzunehmen, daß diese Stäbchen in den nach außen gelegenen Zellwänden (vom Parenchym aus gerechnet) verhältnismäßig dünner werden. Ihre Längsachsen müssen gemäß der Querstruktur der fraglichen Membranen in der Ebene des Querschnitts, und zwar in den Radialwänden radial, in den Tangentialwänden tangential liegen. Auf einem gleichen Wandflächenraume findet nun sowohl auf dem Querschnitt, als auf Radialschnitten außen ein stärkerer Wechsel von fester Substanz (Stabmizellen) und Wasserhüllen statt, als in den mehr nach innen gelegenen Wandungen. So wird uns sowohl die stärkere Polarisationswirkung der äußeren Wandungen, als ihr größerer Wassergehalt im imbibierten Zustande (in der Richtung der Längsachse) und somit auch ihre stärkere Längsschrumpfung verständlich.

Es lag uns hier bei Carlina ein besonders schwieriges Objekt vor, weil die in Vergleich zu ziehenden Membranen nach Ausweis der Porenlage alle Querstruktur besitzen. In anderen Fällen versagt zwar die Bestätigung der auf Längsschnitten hervortretenden Farbenabstufungen durch entsprechende Farbenänderungen auf dem Querschnitt. Statt dessen läßt sich aber nicht selten der Zusammenhang der additiven oder subtraktiven Farbentönung mit der Art des Gefüges durch eine entsprechende allmähliche Änderung in der Lage der Poren nachweisen.

Dies ist z. B. bei der „Hartschicht" von Papilionazeen-Hülsen, sowie dem Stereom der Erodium- und Geranium-Grannen der Fall. An der aus mehreren Faserlagen zusammengesetzten Hülsenhartschicht wurde die allmähliche Steigerung ihrer Querschrumpfung von außen

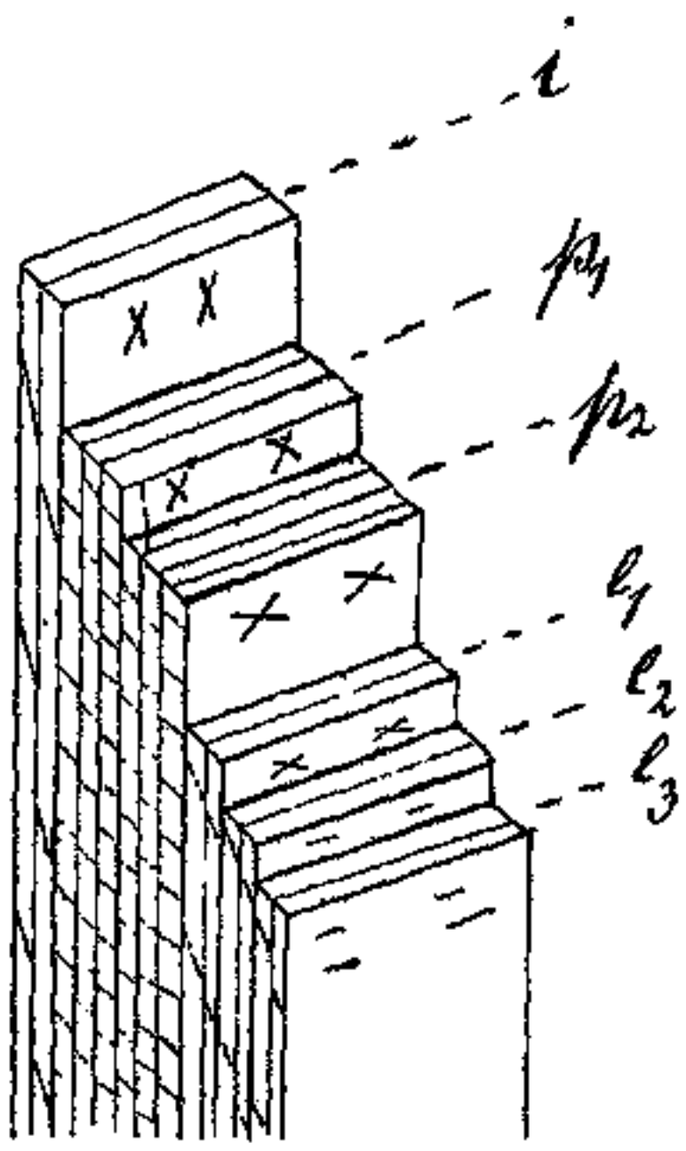


Fig. 2 *a*.

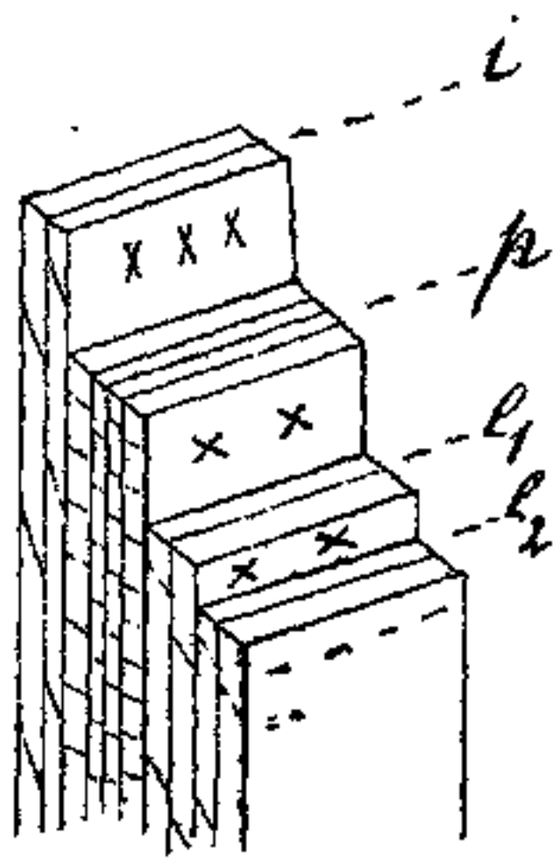


Fig. 2 *b*.

Centaurea Cyanus, längeres Hüllblatt des reifen Fruchtkopfes. Strukturschemata radialer Längsschnitte. *i* Innere Fasern; p_1 und p_2 Parenchym; e_1, e_2, e_3 aufeinanderfolgende Lagen der äußeren Fasern.

nach innen zuerst nachgewiesen [1]); bei den Grannen von Geranium und Erodium wurden sodann die Austrocknungserscheinungen durch eingehende Untersuchungen auf stufenweise eintretende Änderung der Porenlage zurückgeführt, ohne daß damals der Polarisationsapparat zu Hilfe genommen war [2]). Zum Zwecke der vorliegenden Untersuchung sind nun nachträglich die betreffenden Präparate auch im polarisierten

1) Ber. d. D. Bot. Ges. 1883, pag. 274 ff.

2) Ber. d. D. Bot. Ges. 1888, pag. 386 ff.; Bot. Jaarboek der Dodonaea, Gent 1895, Bd. VII, pag. 236; Biol. Zentralbl. 1906, pag. 732.

Lichte geprüft worden, und es wurde häufig sowohl bei den Hülsen wie bei den erwähnten Grannen gleichfalls eine reiche, der Porenlage entsprechende Abstufung der entsprechenden Additions-, bzw. Subtraktionsfarben festgestellt. —

Ein Übergang der Porenlage aus der Querrichtung in Steilstellung durch schwächer geneigte Porenmündungen hindurch ist auch von Fruchthüllblättern der Centaurea Scabiosa schon früher kurz skizziert worden[1]). Zur Bestätigung der ebengewonnenen Ergebnisse möge nun hier noch der hygroskopische Aufbau der Membranen von Centaurea Cyanus, wie er sich in den längeren Hüllblättern ihres Fruchtkorbes findet, an der Hand der Figg. 2*a* und 2*b* etwas eingehender dargestellt werden.

Auch hier finden wir in den krümmungsfähigen Regionen drei Zonen: 1. die äußeren verholzten Fasern *e*; 2. das die Mitte einnehmende Parenchym *p* und 3. die inneren Fasern *i*, die ebenso wie das Parenchym meist Zellulosewände haben. Das Parenchym besitzt hier aber nicht mehr Querporen, sondern schräggerichtete, die nach innen oft stärker ansteigen. Demgemäß sehen wir auf dem Radialschnitt bei geeigneter Anordnung eines Gipsplättchens in der Regel den einen Teil des Parenchyms additiv, den anderen subtraktiv gefärbt. Außerdem aber zeigen sich oft auch in den Faserlagen die erwähnten Farbenabstufungen additiven oder subtraktiven Charakters. So ergab z. B. ein Radialschnitt mit Rot I folgendes Farbenbild, wenn die längere optische Achse des Gipsplättchens zu den Tangentialwänden des Schnittes senkrecht lag (s. Fig. 2*a*):

Innenfasern *i* 1—2 Lagen		Gelblichweiß I O
Parenchym	innerste steilporige Lage p_1	Gelbrot I O
	äußere Lage p_2	Purpur bis Dunkelblau II O
Außenfasern	innere Lage e_1	Blaugrün II O
	mittlere Lage e_2	Hellgrün II O
	äußere Lage e_3	Gelbrot II O

In einem anderen Schnitt (s. Fig. 2*b*) schloß sich an die äußerste querporige Lage sofort eine Reihe steilporiger Fasern an. Dafür war das Parenchym mehr gleichmäßig gefärbt. Es bildete also die äußerste Faserzone für sich einen antagonistischen Komplex und das Parenchym mit den Innenfasern einen zweiten.

1) Bot. Jaarboek der Dodonaea, Gent 1895, Bd. VII, pag. 236.

Wir geben die Farbenverteilung unter Verwendung des Gipsplättchens Rot I sowohl bei derselben Lage, wie sie oben angenommen war, als wenn die längere optische Achse desselben den Längswänden des Radialschnittes parallel lief, in folgender Tabelle an, und zwar die Farben der letzten Lage in Kolonne 3.

Innenfasern i		Weißlichgelb I O	Gelbgrün II O
Parenchym p		Fast neutral, mit helleren Wandprofilen	Fast neutral mit blauen Wandprofilen
Außenfasern	innere Lage e_1	Hellgelb I O	Blau II O
	äußere Lage e_2	Gelbrot II O	Gelbrot I O

Der Vergleich der Strukturschemen $2a$ und $2b$ liefert uns ein Beispiel dafür, daß sich die Natur nicht immer, auch bei derselben Spezies, an die Herstellung derselben Strukturkombinationen bindet, dieselben vielmehr nicht selten variiert. Wir werden bei Geigeria solche Variationen noch viel zahlreicher finden. Je genauer man sie aber verfolgt, desto mehr kann man sich davon überzeugen, daß die Strukturdifferenzen das eigentlich Ausschlaggebende bei den hygroskopischen Einrichtungen darstellen.

III. Die besonderen hygrochastischen Einrichtungen von Geigeria, Odontospermum, Anastatica, Fagonia und Zygophyllum.

Die Pflanze bedarf zur Herstellung hygrochastischer Mechanismen keiner wesentlich anderen Vorkehrungen als zur Erzielung xerochastischer Bewegungen. Wenn sich z. B. die Schuppen der Fruchtköpfe bei einigen Kompositengattungen beim Austrocknen nach außen, bei andern nach innen krümmen, so kann die anatomische Einrichtung hierzu im Prinzip dieselbe sein; die betreffenden Gewebestrukturen brauchen nur ihre Lage im Organ umzukehren. Besonders deutlich erkennen wir dies durch einen Vergleich zwischen dem soeben geschilderten Apparat der Hüllschuppen von Carlina, Centaurea usw. mit demjenigen der afrikanischen Komposite Geigeria. Diese möge daher zuerst zur Besprechung gelangen.

A. Geigeria africana, ornativa und passerinoides.

Fig. $3a$ stellt einen reifen Fruchtkopf von Geigeria ornativa in trockenem Zustande, Fig. $3b$ ebendenselben nach seiner Durchtränkung mit Wasser dar. Wir erkennen aus der letzteren Figur, daß sich bei Regenwetter nicht bloß die Spitzen der längeren Hüllblätter nach außen gekrümmt haben, sondern daß sich diese Krümmung auch auf die

mittleren und basalen Teile der Schuppen erstreckt hat. Denn der ganze Hüllkorb hat sich gelockert und die Schuppen sind soweit auseinandergewichen, daß die Achänen oben freigelegt sind. Die Benetzung hat also hier dieselbe Formänderung bewirkt, die bei Carlina, Centaurea, Cirsium usw. durch die Austrocknung hervorgerufen wird. Demgemäß erinnert auch das Strukturbild, dem wir bei Geigeria in dem hygroskopischen Gewebe begegnen, durchaus an dasjenige unserer genannten einheimischen Kompositen. In Fig. 4 ist ein solches entworfen [1]). Jedoch ist zu bemerken, daß die in der Figur eingetragene Lage der Strukturelemente nicht wie bei Carlina, Centaurea und Cirsium aus der Richtung der Poren abgeleitet ist. Denn diese sucht man bei Geigeria, abgesehen von dem basalen Teil der Schuppen, durchweg vergebens. Die gezeichnete Struktur ist vielmehr zumeist aus den Farbenreaktionen im polarisierten Licht erschlossen. Ferner muß aber noch hervorgehoben werden, daß man die in der Fig. 4 dargestellten Strukturen durchaus nicht immer auf demselben Radialschnitt vereinigt findet. Vielmehr erweisen sich hinsichtlich der Strukturkombinationen nicht allein die verschiedenen Spezies als recht verschieden, sondern es stimmen hierin auch die Hüllblätter derselben Spezies untereinander oft gar nicht überein; ja es variieren die Strukturen auf Radialschnitten durch dasselbe Hüllblatt, sowie auch innerhalb desselben Schnittes.

Fig. 3 *a*.

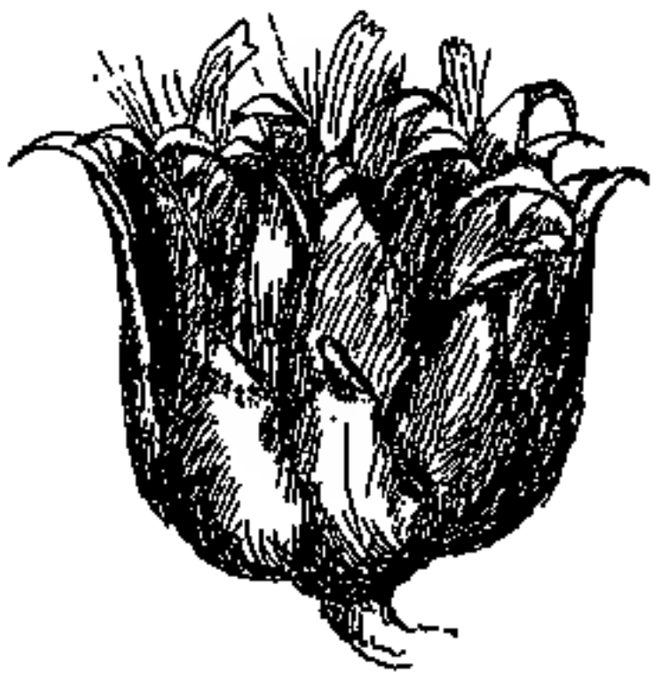


Fig. 3 *b*.

Geigeria ornativa, reifer Fruchtkopf; *a* trocken, *b* durchnäßt.

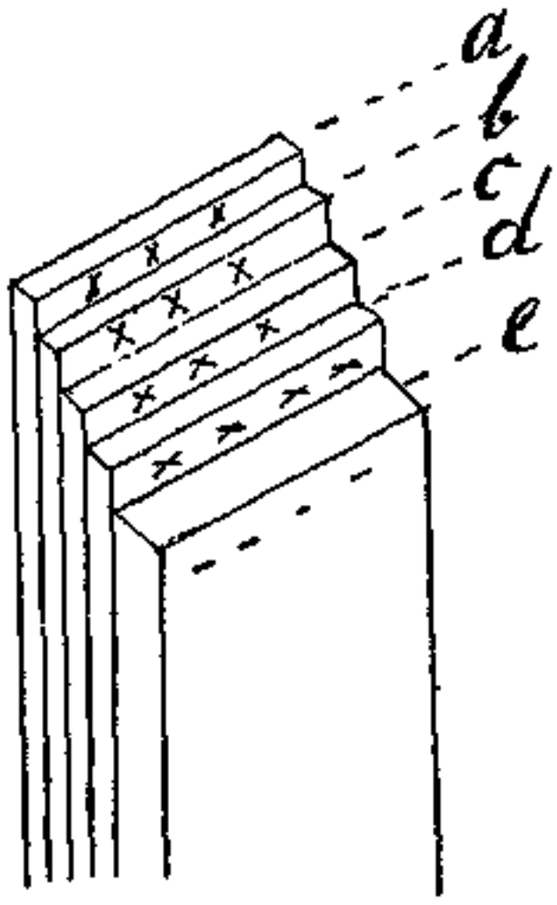


Fig. 4. Geigeria ornativa. Inneres Hüllblatt des reifen Fruchtkopfes. Radialer Längsschnitt der Faserlage mit Strukturschema.

Diese reiche Veränderlichkeit ist die Veranlassung gewesen, daß die Verhältnisse bei Geigeria besonders sorgfältig und eingehend untersucht worden sind. Um so klarer und sicherer aber stellte sich da-

1) Wie man sieht, fehlt hier das bei Carlina, Centaurea usw. zwischen die Fasern eingeschaltete Parenchym. Die hygroskopische Zone ist nur aus Fasern gebildet.

durch heraus, daß auch hier der Grad der Verholzung keine bemerkenswerte Rolle spielt (das ganze hygroskopische Fasergewebe ist stark verholzt), daß aber in allen Variationen das Prinzip des rationellen Aufbaues der Membranen deutlich zu erkennen ist.

Mögen in dem Fasergewebe von Geigeria (s. Fig. 4) oft die Zonen *a* und *b* mit Steilstruktur auch ganz fehlen, mag man in anderen Hüllblättern oder an anderen Stellen derselben Hüllschuppe die Zonen *d* und *e* mit Flachstruktur und sogar die neutrale *c* vermissen, mögen ein andermal nur 2 antagonistische Zonen wie etwa *a* und *d* oder *b* und *d* vorhanden sein, stets wird man die Anordnung der Faserzonen derartig finden, daß die in der Fig. 4 mit höheren Buchstaben des Alphabets bezeichneten Zellagen der morphologischen Innenseite des Hüllblattes zugewandt sind. Am sichersten läßt sich dies an Radialschnitten erkennen, die ausgetrocknet und daher auswärts gekrümmt sind. Betrachtet man sie nach ihrer Einbettung in Kanadabalsam im

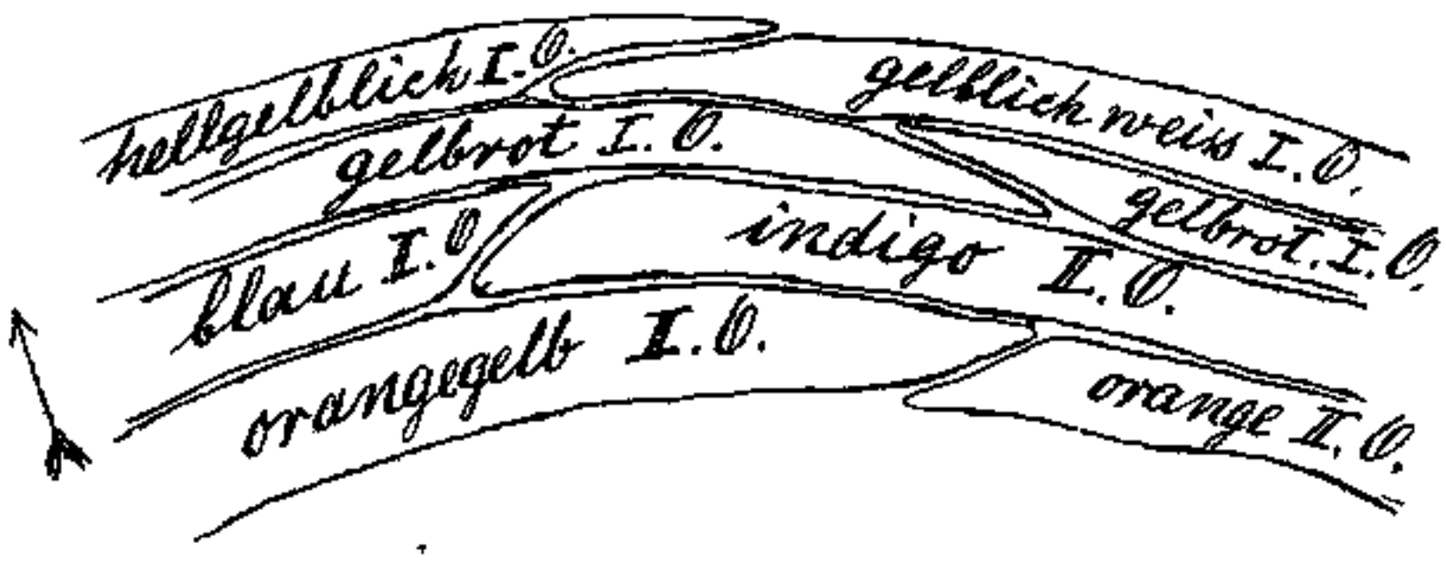


Fig. 5. Geigeria sp., Fruchtschuppe. Ein Stück radialen Längsschnittes der Faserschicht, im trockenen Zustande gekrümmt und im polarisierten Lichte mit Gipsplättchen Rot I betrachtet. Der Pfeil gibt die Richtung der längeren optischen Achse dieses Plättchens an (schematisch).

polarisierten Lichte, so wird man stets an der konvexen Seite des Schnittes solche Fasern finden, die der Zone *a* näher verwandt sind, als diejenigen Fasern, die sich an der konkaven Grenze des Schnittes hinziehen. Und hierbei wird man außerordentlich häufig auf die Farbenabstufungen stoßen, die im vorigen Abschnitte ausführlicher behandelt sind. Das mannigfache Auftreten derselben bei Geigeria hat überhaupt den Anstoß zu den Kontrollprüfungen des vorigen Abschnittes gegeben, und selbstverständlich hat auch bei Geigeria selbst eine genaue, zeitraubende Prüfung stattgefunden, ob nicht die Schnitt- oder Wanddicke allein die Ursache jener Abtönungen sein könne.

Zwei Erscheinungen sind es hauptsächlich, die dafürsprechen, daß das Gefüge hierbei ausschlaggebend ist. Die erste ist die vorher schon hervorgehobene stete Regelmäßigkeit der Farbenverteilung gemäß der natürlichen Reihe der Farben I O und II O. Zur Erläuterung diene

das Schema der Fig 5. Es bezieht sich auf ein Stück eines trocknen Radialschnittes, das zwischen gekreuzten Nikols in Diagonalstellung betrachtet wird, während die längere optische Achse des Gipsplättchens Rot I, wie der beigefügte Pfeil andeuten soll, zur Längsachse der Faser senkrecht liegt. Wir sehen die beiden äußersten Faserlagen an der konvexen Seite in den Subtraktionsfarben Hellgelb und Hellrot I O, ein Zeichen ihrer Steilstruktur, die anderen nach innen folgenden Faserlagen aber in den Additionsfarben Blau und Orange. Das Charakteristische der Farbenanordnung ist nun bei der angegebenen Lage der Gipsplättchen folgende Regel: a) Beim Vorhandensein von Subtraktions- und Additionsfarben auf demselben Schnitt bildet das Blau die Vermittlung zwischen den subtraktiven und den höheren additiven Farben[1]). b) Wenn mehrere Subtraktionsfarben auftreten, so liegt die extremere an der konvexen Grenzlinie des Schnitts. c) Von den Additionsfarben sind die höheren in der Reihenfolge, Blau, Grün, Gelb, Orange, Rot der konkaven Seite zugekehrt[2]).

Fig. 6 *a*.

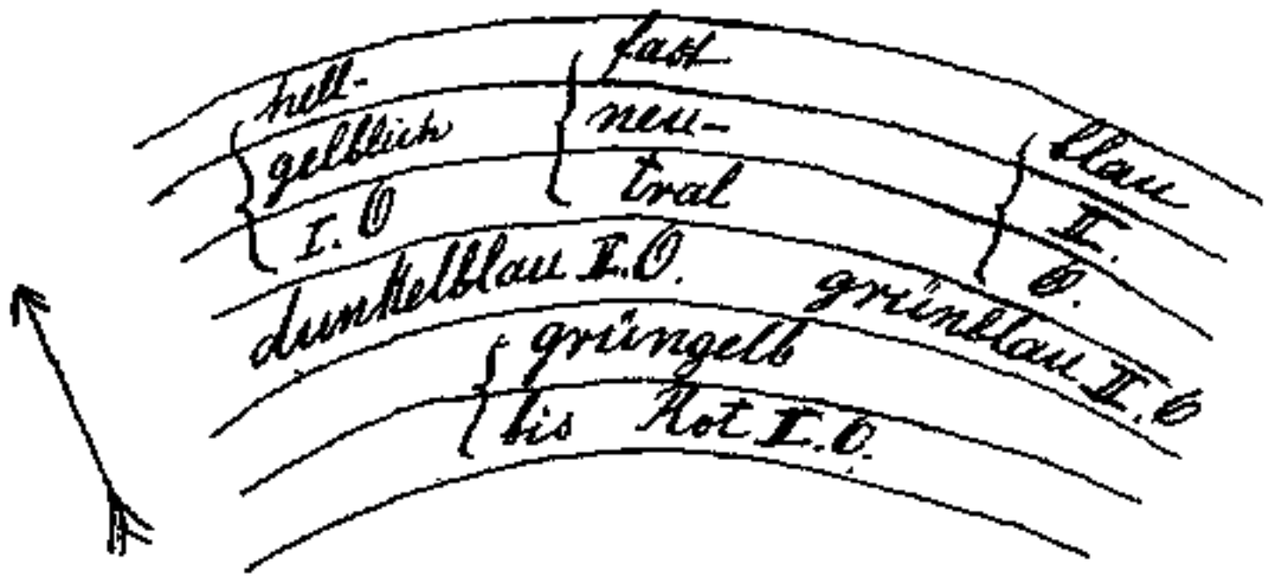


Fig. 6*b*.

Fig. 6. Geigeria passerinoides. Fruchtschuppe. Stücke von radialen Längsschnitten mit Strukturübergängen. Erklärung wie in Fig. 5.

Als zweiter Beleg für den Zusammenhang der Farbenabtönung mit dem Membrangefüge sei folgendes angeführt. Im basalen Teile der Hüllschuppe herrscht oft eine abgestufte Längsstuktrur, im größeren oberen aber eine entsprechende Querstruktur. Untersucht man nun die gemeinsame Grenzregion der beiderlei Strukturen, so beobachtet man, wie sich die Steilstruktur an der Außenseite der Hüllblätter am weitesten nach oben fortsetzt und dort auskeilt. Man sieht ferner, wie sich die Polarisationsfarbe der betreffenden Faserwandungen verringert und entweder mittels Durchganges durch die neutrale Färbung

1) Nicht selten ist auch eine schmale neutrale Zone zu bemerken.

2) Unmittelbar an der konkaven Grenzlinie finden sich allerdings häufig noch einige schmale Fasern von niederer Polarisationsfarbe, z. B. Blau.

oder auch unvermittelter zunächst in die tiefste Farbe der Flachstruktur abändert, wobei vielfach die Farben der anstoßenden Fasern mit Flachstruktur ebenfalls ansteigen, nicht selten aber auch unverändert fortziehen.

Es ist schwierig, solche Farbenwechsel ohne Kolorierung zur Anschauung zu bringen; aber es ist in den Fig. 6*a* und 6*b* immerhin in ganz roher Weise versucht worden.

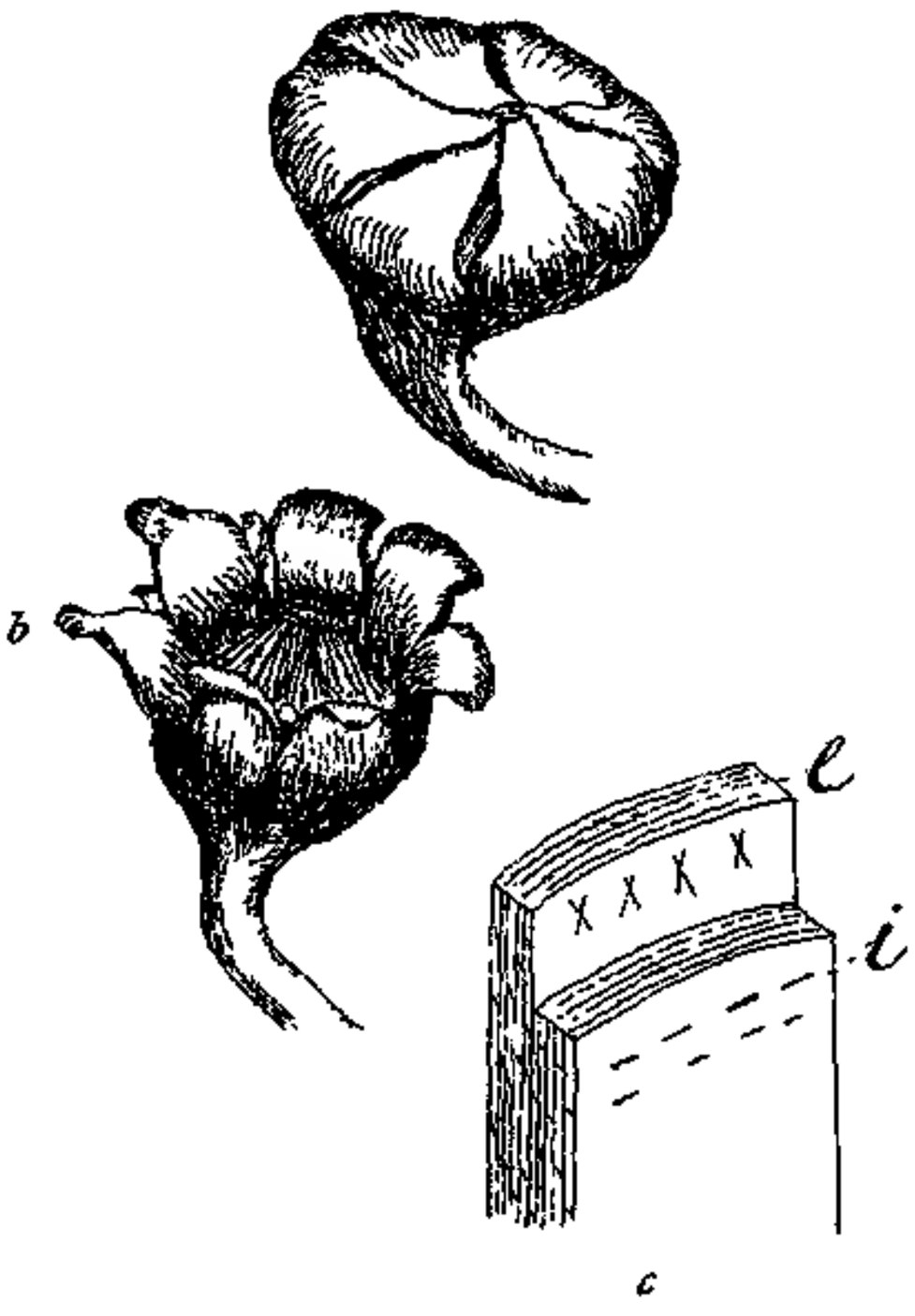
So sieht man in Fig. 6*a* die äußerste Faser der konvexen Seite aus der Subtraktionsfarbe Gelbrot I O in die Additionsfarbe Dunkelblau II O übergehen, während die nächste Faser mit ihrem Grünblau II O kaum verändert weiterzieht, die Farbe im nächsten Faserzug dagegen von Blaugrün II O auf Gelbgrün II O steigt.

Im Schema der Fig. 6*b* liegt innerhalb der drei äußeren Faserlagen zwischen den „steilgefügten“ Faserwänden mit der Subtraktionsfarbe Hellgelb I O und den „flachgefügten“ Wandungen mit der Additionsfarbe Blau eine breitere Region allmählichen Überganges. Nur die Profile der durchschnittenen Tangentialwände sieht man unvermittelter in die entgegengesetzte Farbe übergehen. In die zwei letzten Faserreihen auf der Konkavseite der Fig. 6*b* ist als gemeinsame Farbenangabe eingetragen: Grüngelb bis Rot II O, um anzudeuten, daß diese Farben hier unregelmäßig neben einander auftreten. Denn die Abstufung ist durchaus nicht überall sklavisch gewahrt. Es muß vielmehr ausdrücklich hervorgehoben werden, daß unsere Schilderung nur den allgemeinen Charakter der Farbenverteilung zur Darstellung bringen soll. Denn es ist weder ausführbar, die Feinheiten der Abstufungen, die an manchen Objekten zu finden sind, durch Worte in Kürze wiederzugeben, noch möglich, Abweichungen von der Regel an anderen Objekten gleichen oder verwandten Ursprunges überall zu erklären (vgl. pag. 481, 484 u. 486).

B. Odontospermum pygmaeum.

Hinsichtlich dieses Pflänzchens können wir uns kurz fassen, denn von der chemischen Beschaffenheit ihrer hygroskopisch wirksamen Faserschicht, sowie von dem Vorhandensein entgegengesetzter Strukturen innerhalb derselben ist ja schon die Rede gewesen (vgl. pag. 475). Wir beschränken uns demgemäß darauf, an die Figur 7 einige kurze Bemerkungen zu knüpfen. In Fig. 7*a* ist das trockene Hüllkörbchen abgebildet, in Fig. 7*b* ebendasselbe Objekt, nachdem es einige Minuten in Wasser gelegen hat. Beidemale sind die äußeren kleineren Schuppen in der Zeichnung weggelassen. Fig. 7*c* soll ein Schema für den Aufbau

Fig. 7 *a*.



Odontospermum pygmaeum, Fruchtkopf.

a In trockenem Zustande geschlossen, nach Entfernung einiger äußerer Schuppen.
b Derselbe, nach Benetzung geöffnet.
c Strukturschema des radialen Längsschnittes einer Schuppe; *e* äußere, *i* innere Faserlage (Parenchym weggelassen).

der Faserschicht darstellen, wobei zu beachten ist, daß die querporige Lage selbstverständlich im Hüllblatt nach innen gewandt ist und daß die Steilstruktur der anderen Lage nur aus dem Verhalten im polarisierten Licht erschlossen ist. Im Vergleich zu dem Reichtum verschiedener Polarisationsfärbungen bei Geigeria ist die Einförmigkeit der Additions- und Subtraktionsfarben bei Odontospermum sehr auffällig. Regelmäßige Abstufungen waren trotz der Dicke des Fasergewebes auf Radialschnitten durch dasselbe sowohl in der stärker als in der schwach quellbaren Zone kaum zu finden, und die entgegengesetzten Polarisationsfarben stoßen ziemlich unvermittelt aneinander.

C. Anastatica hierochuntiea.

Bekanntlich sind es bei Anastatica die in trockenem Zustande krallenartig einwärts gebogenen Äste, deren Auswärtsbewegung nach der Durchtränkung mit Wasser besonders ins Auge fällt. Auch von ihnen ist, wie von den Hüllblättern von Odontospermum früher die Rede gewesen (s. pag. 474). Zur Erläuterung ihres hygroskopischen Apparates mögen daher hier die Figg. 9 *a* u. 9 *b* ge-

Fig. 8 *a*.

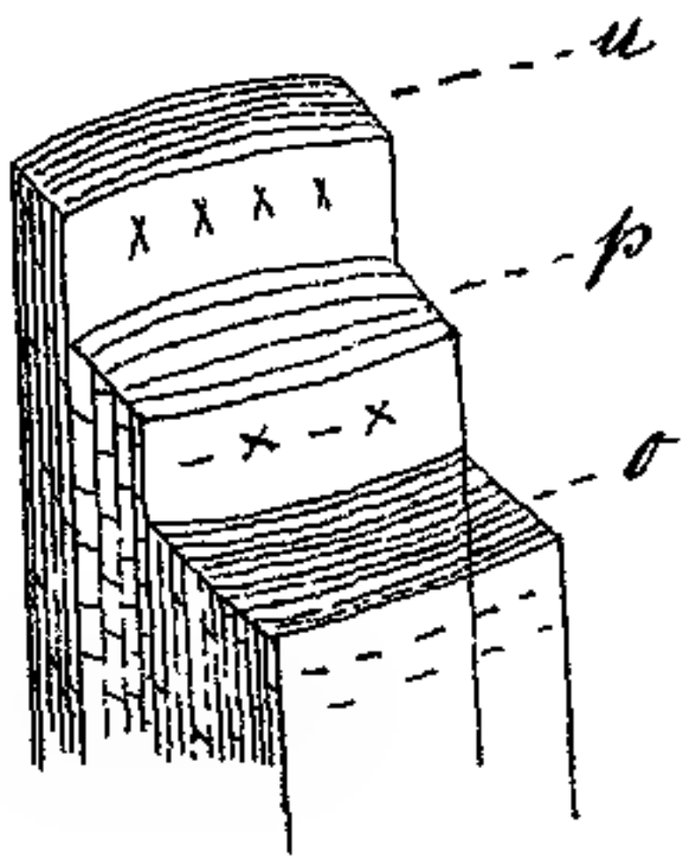


Fig. 8 *b*.

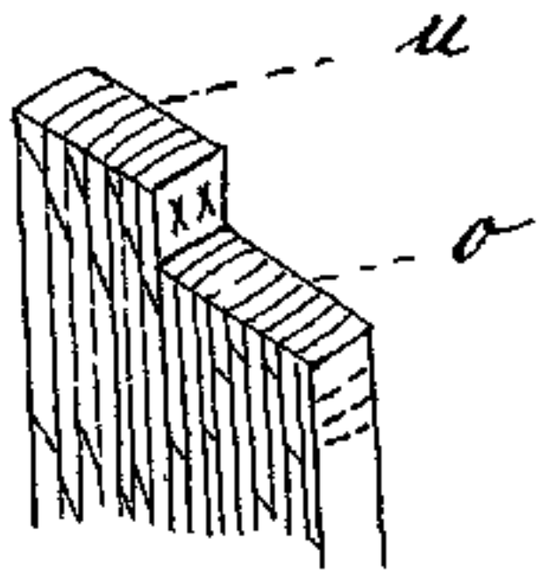


Fig. 8. Anastatica hierochuntiea.

a Strukturschema des radialen Längsschnittes eines gekrümmten Ästchens; *o* querporige Fasern der morphologischen Oberseite, *u* steilporige Fasern der Unterseite, *p* Markgewebe.
b Strukturschema eines tangentialen Flankenschnittes, wo *u* und *o* unvermittelt aneinandergrenzen.

nügen, deren Strukturschemata sowohl aus der Porenlage, wie aus den Reaktionen im polarisierten Lichte abgeleitet sind. Für die querporige Lage wurde beim Schrumpfen eine Verkürzung von 8—9 % gemessen, während die Länge der steilporigen Fasern auf der morphologischen Unterseite nur wenig abnimmt. Übrigens ist zu bemerken, daß sich bei der Veränderung des Wassergehaltes isolierte Stücke der Unterseite zwar kaum, die der Oberseite aber oft recht merklich krümmen, daß aber trotzdem, wie bei Odontospermum, entsprechende Struktur- und Färbungsdifferenzen auch im polarisierten Licht in der Regel ebensowenig wie wesentliche chemische Verschiedenheiten aufgefunden wurden.

D. Fagonia cretica.

Die hygrochastische Öffnungsweise der Kapseln von Fagonia und Zygophyllum ist von Volkens[1]) entdeckt worden. In Fig. 9*a* ist ver-

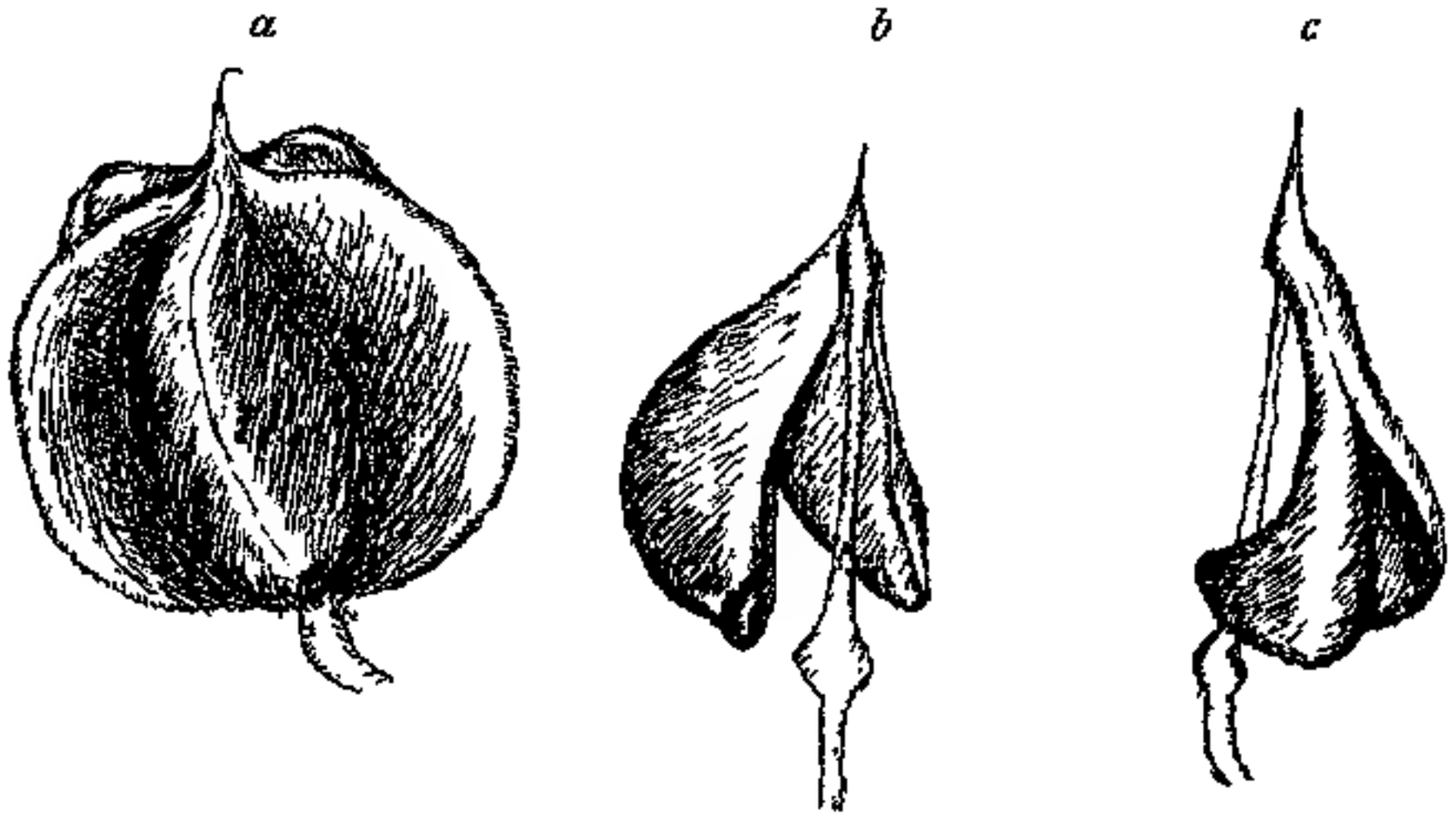


Fig. 9. Fagonia arabica. *a* Reife Frucht, trocken; *b* ein Fruchtfach in Wasser klaffend (ohne Parenchym); *c* dasselbe wieder getrocknet, mit einwärts gerollten Klappen.

sucht, die reife Kapsel von Fagonia arabica in völlig ausgetrocknetem Zustande abzubilden. Sie zeigt um eine Mittelachse 5 Fächer, die trotz der Trockenreife nicht aufgesprungen sind. Bringt man aber ein einzelnes solches Fach in Wasser, so spaltet es sich in der Rückennaht teilweise, und seine Hälften klaffen nun unten ganz erheblich (s. Fig. 9*b* von Fagonia cretica). In diesem durchnäßten Zustande läßt sich das Parenchym der Fruchtwand leicht ganz entfernen, so daß nur das innere verholzte Gewebe zurückbleibt, das sich nun genau so verhält wie das ganze Fach beim Wechsel des Wassergehaltes und somit den wesentlichen Teil des hygroskopischen Apparates des Fruchtfaches darstellt. Läßt man dann das feuchte Gebilde der Fig. 9*b* wieder eintrocknen, so kehrt es zunächst in seine ursprüngliche geschlossene

1) Die ägyptisch-arabische Wüste, Flora 1887, pag. 126.

Form zurück. Jedoch nimmt es diese nur vorübergehend an. Denn die beiden Klappen des Faches setzen ihre einwärts gerichtete Trockenkrümmung noch weiter fort, indem sie sich an der Stelle, wo sie an die gemeinsame Achse grenzten, um einander in die Quere einwärts rollen, während sie außen getrennt bleiben (s. Fig. 9 *c*). So kommt es, daß Kapseln, die einmal von Wasser ganz durchtränkt gewesen sind, auch nach dem Austrocknen in ihrer unteren Hälfte mit 5 Spalten klaffen. Offenbar sind die Spannungen, die in der reifen Frucht durch die Austrocknung entstehen, nicht stark genug, um den Gewebeverband zu sprengen. Andererseits steht aber, so lange das lebende Parenchym zugeführtes Wasser an sich zieht, und zudem gegen Regen eine Schutzdecke über dem inneren Quellgewebe bildet, diesem nicht soviel Wasser zur Verfügung, als dem Imbibitionsvermögen seiner Membran entspricht. Das Parenchym muß daher erst absterben, um das Eindringen einer reichlichen Wassermenge in das innerste verholzte Gewebe zu gestatten. Dem auswärtsgerichteten Bewegungsstreben des letzteren vermag nun der Zusammenhang der durchnäßten Zellen in den Rißregionen weniger Widerstand zu leisten, als vorher die einwärtsgerichtete Trockenspannung die Festigkeit der geschrumpften Elemente an den späteren Rißstellen.

Nach diesen Auslassungen über das Verhalten der Kapseln bei der makroskopischen Prüfung wenden wir uns nun der anatomischen Ergründung des Mechanismus ihrer Bewegungen zu.

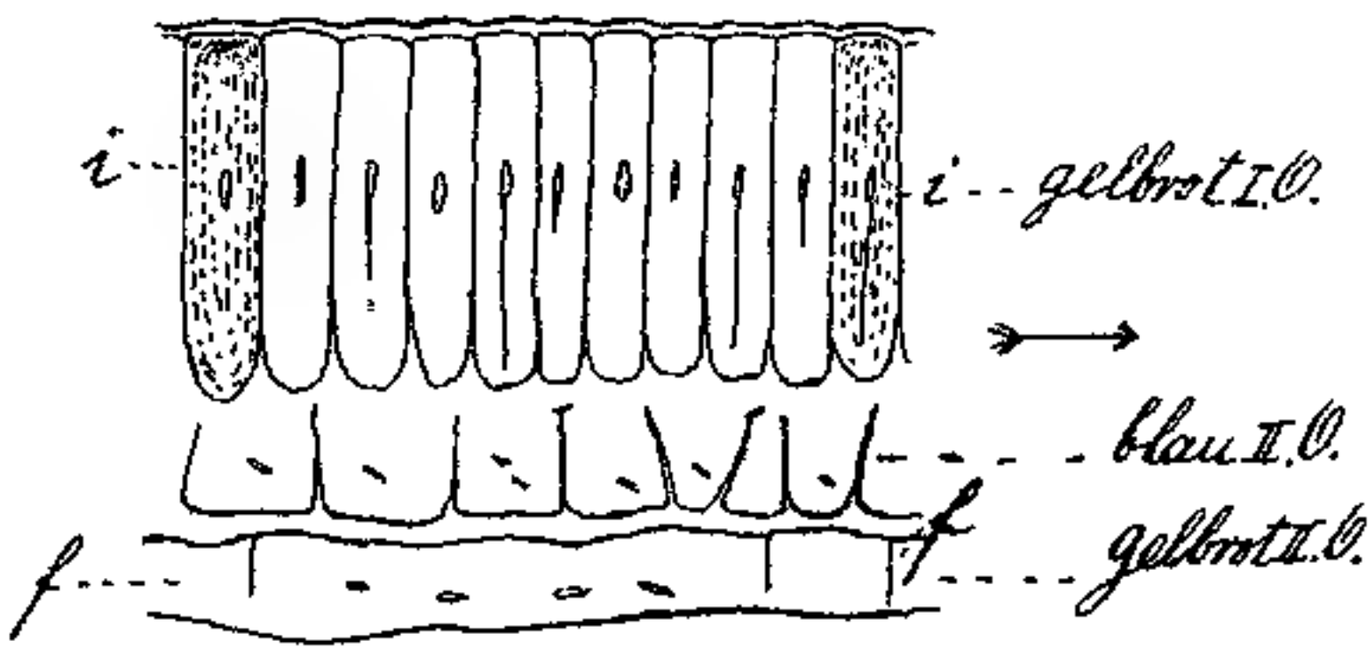


Fig. 10. Fagonia cretica. Frucht. Querschnittsstück durch das verholzte Gewebe einer Klappe. — *i* Längsgestreckte Tafelzellen der Innenepidermis, die im Querschnitt pallisadenartig erscheinen. In zwei derselben ist die Struktur eingetragen. — *f* Anstoßende Lage quergestreckter Fasern mit Übergängen in der Porenrichtung. — Die Farbenangaben beziehen sich auf die Reaktion im polarisierten Licht mit Gipsplatte Rot I, wenn die längere optische Achse desselben die Richtung des Pfeiles hat.

Fig. 10 soll ein Querschnittsstück des verholzten Gewebes zur Anschauung bringen. Wie man erkennt, besteht dieses aus zwei Zellagen. Die eine, der Innenepidermis angehörig, erscheint auf dem Querschnitt pallisadenförmig. Der Radialschnitt und die Flächenansicht lehren aber, daß ihre Zellen in Wirklichkeit die Form schmaler Tafeln haben, deren längste Achse in der Kapsel vom Stiele zur Spitze hin gerichtet

ist und die im Gewebe derselben wie Bücher einer Bibliothek angeordnet nebeneinander stehen. Sie werden von den Fasern der anstoßenden Lage unter annähernd rechtem Winkel gekreuzt. Von der Kreuzung der Längsachsen überzeugt man sich am besten auf der Flächenansicht. — Im polarisierten Licht erkennt man die Kreuzung der optischen und somit auch der Quellungs- und Schrumpfungsachsen gleichfalls am Querschnitt. Auf Grund solcher Farbenreaktionen ist die Struktur der Innenepidermiszellen in die beiden äußersten Zellen unserer Figur eingetragen; die Schraffurstriche derselben gelten aber für alle Zellen der Innenepidermis. Die Struktur der anstoßenden Faserwände ist an der gezeichneten Stelle auch aus der Porenlage erkennbar, wobei diejenige Wand der Faserzellen *f*, die an die Innenepidermiszellen stößt, einen Strukturübergang zu der gegenüberliegenden Faserwandung aufweist. Wie man aus der Lage der Poren sieht, ist nämlich die Steilstruktur der ersten Wand weniger stark ausgesprochen, als die der letzteren. Daher finden wir auch im polarisierten Licht wieder eine entsprechende Abstufung. So erscheint z. B., wenn wir ein Gipsplättchen Rot I einschalten, so daß seine längere optische Achse die Richtung des Pfeiles in Fig. 10 hat, die ganze Innenepidermis in der Subtraktionsfarbe gelbrötlich I O, die anstoßende Faserwand blau und die entgegengesetzte in gelbrot II O [1]).

Der Zusammenhang dieser Struktur mit der Eigenart der hygrochastischen Bewegungen von Fagonia ist kaum in Zweifel zu ziehen. Wir erkennen, warum das Maß der Quellung und Schrumpfung innerhalb der Kapsel — auf die quertangentiale Richtung bezogen — von außen nach innen zunimmt. Aus der Beschreibung der äußeren Vorgänge in den aufspringenden und aufgesprungenen Kapseln ergibt sich aber, daß, um sie hervorzurufen, gerade solche Querspannungen nötig sind, wie sie nach unserer Figur 10 als Konsequenz der Struktur erfolgen müssen.

E. Zygophyllum coccineum.

Die Kapseln von Zygophyllum sind ähnlich gebaut wie die von Fagonia, indem ebenfalls 5 Fächer um eine zentrale Achse angeordnet sind (s. Fig. 11 *a*). Wurde eine ausgereifte Frucht, die trotz ihres trockenen Zustandes nicht aufgesprungen war, längere Zeit in Wasser gelegt, so klaffte sie am Stielende, indem sich dort die Wandung jedes Faches nach außen krümmte. Es läßt sich nun leicht feststellen, daß

---

1) Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß die opponierten Wände der Fasern *f* gewöhnlich nicht so klare Abstufungen im Gefüge aufweisen.

auch bei Zygophyllum das Parenchym bei den hygroskopischen Bewegungen keine wesentliche Rolle spielt. Diese fällt vielmehr wiederum einem doppelschichtigen verholzten Fasergewebe zu, das sich unterhalb des Parenchyms befindet. In Fig. 7 *b* und 7 *c* ist das verholzte Gewebe eines Faches dargestellt, nachdem das Parenchym entfernt ist, und zwar in Fig. 7 *c* im gewöhnlichen Trockenzustande, in Fig. 7 *b* nach kurzer Benetzung mit Wasser. Wie man sieht, bleibt auch in Wasser fast die ganze Rückennaht und der Gipfel jedes Fruchtfaches geschlossen. Von der Bauchnaht aus schlagen sich aber nach Wasseraufnahme die Seitenwände des Faches sehr stark nach außen um, und zwar in etwas schräger Richtung. Das verholzte Gewebe ist hygroskopisch so empfindlich, daß die Form 7 *b* nach der Benetzung mit Alkohol schon in wenigen Sekunden in die fast geschlossene Trockenform 7 *c* zurückkehrt. Trennt man die beiden Klappen eines Faches durch Zerreißen der Rückennaht gänzlich von einander und bringt sie dann in Wasser, so rollen sie sich in ganz kurzer Zeit schraubig ein, so daß die Außenseite der Schraube von der morphologischen Innenseite der Klappen gebildet wird. Sie erinnern in dieser Beziehung ganz an die Hülsen, deren Klappen sich beim Austrocknen gleichfalls schraubig rollen. Bekanntlich beruht dieses Verhalten bei den Hülsen hauptsächlich auf dem Antagonismus zweier gekreuzter Zellagen, deren Elemente schräg zur Längsachse der Klappen gestreckt sind [1]).

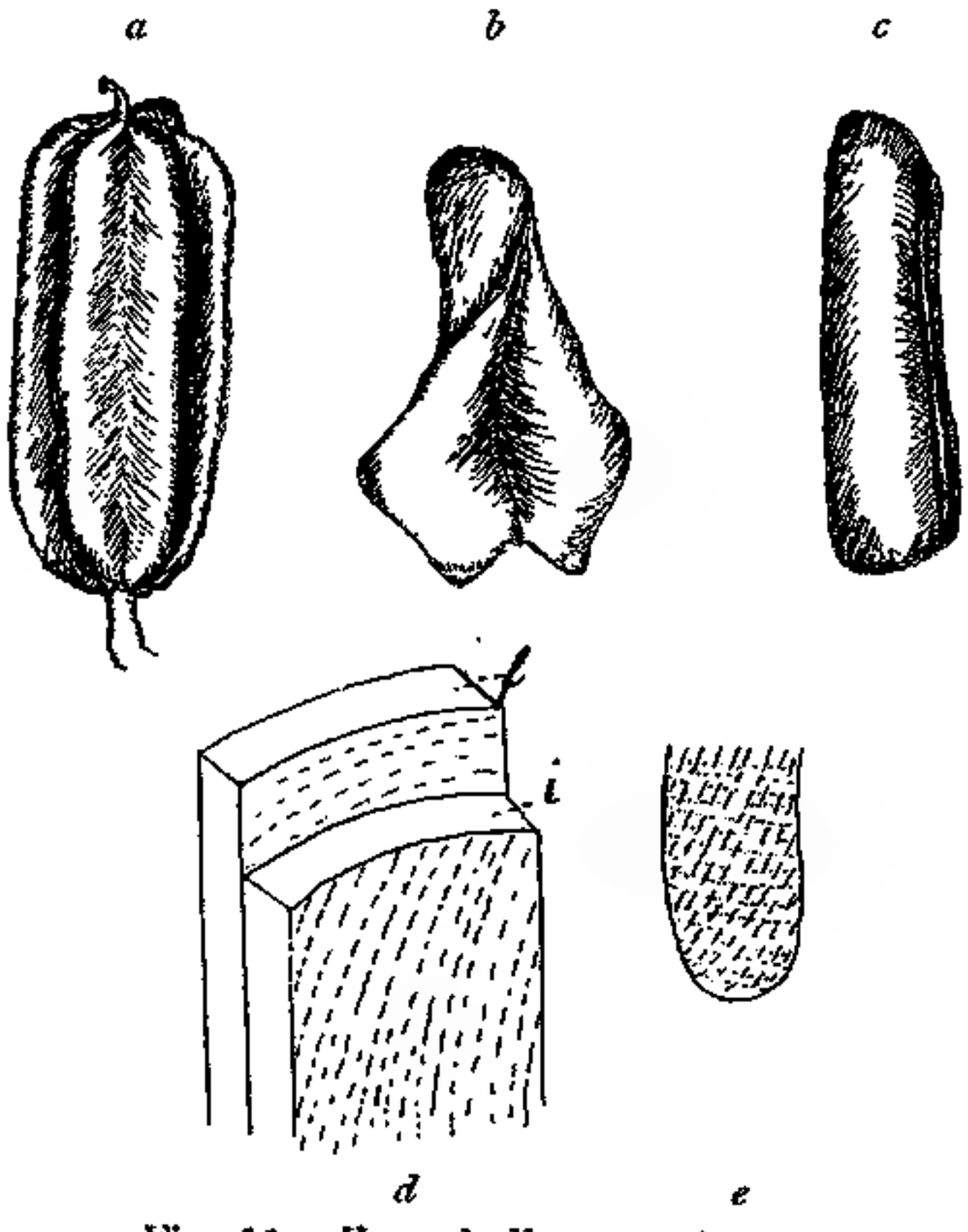


Fig. 11. Zygophyllum coccineum.
a Reife trockene Frucht; *b* eines ihrer Fächer in Wasser geöffnet, nach Entfernung des Parenchyms; *c* dasselbe, durch Trocknen wieder geschlossen; *d* Strukturschema eines radialen Längsschnittes durch den unteren Teil der Klappe, *i* Innenepidermis, *f* anstoßende Fasern; *e* Schema der Flächenansicht des unteren Klappenteils.

1) Vgl. Berichte d. Deutschen Bot. Ges. 1883, pag. 271.

Eine ganz ähnliche Einrichtung treffen wir auch bei Zygophyllum. Das verholzte Gewebe besteht nämlich auch hier aus gekreuzten Zelllagen, deren Elemente namentlich im unteren Teile der Klappe vielfach schräg verlaufen (s. Fig. 10 *d* u. *e*). Die Flächenansicht des verholzten Gewebes gibt dies sofort zu erkennen. Die innersten Fasern (der Innenepidermis) verlaufen aber vorwiegend längs, und da sie sowohl wie die äußeren Fasern Steilstruktur besitzen, so überwiegt bei der Wasseraufnahme ihre Dehnung in der Quere. So erklärt sich die Auswärtsbewegung der Fig. 7 *b*. Allerdings ist zum Verständnis derselben noch die Annahme eines gesteigerten Imbibitionsvermögens der Innenepidermis nötig. Dieses kann aber sehr wohl mit physikalischen Struktureigentümlichkeiten (z. B. nach Nägeli mit geringerer Größe der Mizelle) zusammenhängen.

IV. Welches ist die wahre Jerichorose?

Die beiden mediterranen Pflänzchen *Anastatica hierochuntica* L. und *Odontospermum pygmaeum* (DC.) Aschers. et Schweinf., die mit andern Gegenstand der vorangegangenen anatomisch-physiologischen Untersuchung bilden, sind in den letzten 10 Jahren vielfach genannt und gewissermaßen einander gegenübergestellt worden, indem sich die Ansicht durchzuringen vermocht hat, die unter dem Namen Jerichorose gar wohl bekannte *Anastatica hierochuntica* entspreche gar nicht der wahren Jerichorose des Altertums, sondern es sei vielmehr die letztere identisch mit dem als *Odontospermum pygmaeum* bezeichneten Pflänzchen, das im Laufe des Mittelalters erfolgreich von der Anastatica verdrängt und des alten Nimbus beraubt worden sei. Diese Ansicht ist, wie wir gleich noch näher ausführen werden, schon ziemlich alt, sie stammt aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts, aber allgemeine Verbreitung haben ihr eigentlich erst die beiden vortrefflichen Kenner der afrikanischen und orientalischen Flora, Prof. Dr. G. Schweinfurth [1]) und Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. P. Ascherson [2]) verschafft und zwar mit solchem Erfolge, daß heute ganz allgemein das Zwerg-Odontospermum als die echte, die Anastatica als die unechte Jerichorose aufgefaßt und ausgegeben wird. Wir haben uns dieser Anschauung niemals anzuschließen vermocht und gestatten uns an dieser Stelle auch noch auf diese Frage kurz einzugehen.

Der erste Versuch, auf den sich überhaupt alle späteren Ausführungen, ohne irgend einen neuen Gesichtspunkt hinzuzufügen, stützen,

1) Bull. de l'Inst. Egypt. 1885, 2ième Sér., Nr. 6, pag. 92.
2) Berichte d. Deutschen Bot. Ges. 1892, Bd. X, pag. 94.

geht auf den Abbé Michon zurück, der 1851 den Akademiker de Saulcy nach dem Orient begleitet hat und uns in seinem Reisewerk, „Voyage religieux en Orient“ (Paris 1853), seine und seines Gefährten Reiseeindrücke und -Erfahrungen schildert. Michon schreibt[1]):

„J'ai oublié de mentionner qu'avant de quitter la plaine et de gravir les coteaux où nous sommes campés, j'ai cueilli sur le sol la tige et les boutons desséchés de la „*Saulcya*“ (diesen Namen hatte Michon dem *Asteriscus pygmaeus* (= Odontospermum pygmaeum), zu Ehren seines Begleiters, beigelegt). Les qualités hydrographiques de cette plante, qui est la véritable rose de Jéricho, sont merveilleuses. Lorsqu'elle est dans son état parfait de dessication, après les chaleurs de l'été, pour peu qu'il pleuve, les sépales desséchés de son calice persistant, qui sont fermés comme un petit bouton de rose, s'entr'ouvrent comme si la plante était vivante.

Je n'ai pas hésité à reconnaître dans cette plante la rose de Jéricho, si célèbre au moyen âge. Celle que l'on connaissait et que Linnée a décrite sous le nom de „Anastatica hierichuntica“, la ressuscitante de Jéricho, ne vient pas dans la plaine de Jéricho, pendant que la „Saulcya“ s'y trouve en échantillons innombrables. La „Saulcya“ étale ses sépales radiés en moins de cinq minutes. En lui mettant le pied dans l'eau, et en la mouillant elle-même, elle se développe instantanément, pendant qu'il faut près d'une heure à l'„Anastatica“ pour ouvrir ses rameaux. Cette petite merveille végétale était inconnue au monde savant, et je ne pouvais pas faire un plus bel usage du droit de conquête, qui est le droit divin des botanistes, qu'en donnant à cette plante le nom de mon savant ami. Elle appartient à la famille des radiées. La puissance hygrométrique est telle, que si un de ses sépales est mis en contact avec l'eau, il se relève seul, et le reste de l'enveloppe florale conserve sa forme de bouton de rose.

L'abondance des matières sur mon manuscrit m'oblige de passer tout ce qui tient, dans mon voyage, à la partie botanique. J'éspère publier séparément un „Voyage botanique et agricole en Syrie et en Palestine“.

Die Gründe für die von Michon angedeutete Identifikation der Jerichorose mit dem von Michon und Saulcy entdeckten *Odontospermum* finden wir bei Saulcy[2]) und wir erlauben uns, da auch dieses Werk ziemlich selten ist, die in Frage kommende Stelle in extenso mitzuteilen. Saulcy sagt, nachdem er auf seiner Reise ein zweites Exemplar des *Odontospermum*, das er mit dem erstgefundenen nicht gleich zu identifizieren vermocht hatte, gefunden:

„Ce qui m'avait empêché de deviner cette identité au premier coup d'oeil, c'est que l'une avait subi l'action de l'humidité, et que l'autre avait été recueillie parfaitement sèche.

Il était clair dès lors que ce végétal ligneux et coriace à l'excès, jouissait d'une propriété hygrométrique très-remarquable. A l'instant même j'en fis l'expérience, et je constatai que le Kaff-Maryam, ou rose de Jéricho des pèlerins (Anastatica hierochuntica), si renommé pour sa vertu hygrométrique, était à mille lieues

---

1) Michon, Voyage religieux en Orient, Tome II, pag. 383, 1853.
2) Saulcy, Voyage autour de la mer morte, Tome II, pag. 82, 1853.

de ma trouvaille. Un Kaff-Maryam mis dans l'eau n'est complétement ouvert, qu'au bout d'une heure et demie, et ma petite conquête s'épanouissait à vue d'oeil, ce qui n'est nullement une éxagération; en trois minutes au plus, elle état parfaitement ouverte.

Je me rappelai alors la pièce de blason nommée rose de Jéricho; et qui figure dans certains écussons datant des croisades; je fus immédiatement convaincu que j'avais retrouvé la véritable rose de Jéricho, perdue de vue depuis la chute du royaume latin de Jérusalem, et remplacée, dans l'affection des personnes pieuses, par l'Anastatica ou Kaff-Maryam, qu'une tradition musulmane, admissible pour des chrétiens, signala à la piété des premiers pèlerins qui demandèrent aux habitants du pays, qu'elle était la plante de la plaine de Jéricho, qui ne mourait jamais, et qui ressuscitait quand on la trempait dans l'eau. Quoiqu'il en soit, ce singulier végétal hygrométrique constitue, pour les botanistes, un genre tout nouveau, à en juger par ce que nous en connaissons, c'est à dire par son squelette. Mon ami, l'abbé Michon, s'est chargé de décrire cette curieuse plante, et il m'a fait la galanterie de la baptiser du nom de Saulcya hierichuntica. A coup sûr, c'est beaucoup plus d'honneur pour moi que pour la plante."

Bevor wir auf die Prüfung der von Saulcy angeführten Gründe eingehen, sei in aller Kürze die Nomenklaturfrage gestreift. Hinsichtlich der *Anastatica hierochuntica* ist die Sache klar; Linné ist es gewesen, der diese Art rechtsgültig publiziert hat und sie ist auch bis zur Stunde in der Gattung verblieben, der sie von Linné subordiniert worden ist. Anders verhält es sich mit *Odontospermum pygmaeum*. Diese Pflanze ist zuerst von A. De Candolle[1]) (1838) unter dem Namen *Asteriscus aquaticus* Moench var. *pygmaeus* publiziert und dann von Cosson und Durieu ap. Balansa pl. Alger. exsicc. (1853) Nr. 793 als Varietät abgetrennt und zum Range einer Art erhoben worden. Die rechtsgültige Form der Publikation des *Asteriscus pygmaeus* ist im Jahre 1857 durch Cosson und Kralik[2]) erfolgt und da dieselben die Art unter die Autorschaft von Cosson und Durieu stellten, so liegt für uns kein Grund vor, hiervon abzuweichen.

Nun existiert aber für die Gattungsbezeichnung *Asteriscus*, von Moench 1794[3]) ein älteres Synonym, *Odontospermum* Neck[4]) (1790) und in Anerkennung dieses haben denn auch Bentham und Hooker[5]) (1873) die Gattung *Asteriscus* eingezogen und aufgehen lassen in der Gattung *Odontospermum*, hinsichtlich des *Asteriscus pygmaeus* wohl verweisend auf DC. VII, die Kombination aber nicht selbst bildend.

---

1) Prodr. 1838, VII, 287.
2) Bull. Soc. Bot. France 1857, 277.
3) Meth. 1794, 592.
4) Elem. 1790, 20.
5) Genera plant. 1873, II, 340.

Die ersten, die die Kombination *Odontospermum pygmaeum* in gültiger Weise gebildet und angewendet haben, sind Ascherson und Schweinfurth[1]) (1889) gewesen und demgemäß haben sie und nicht Bentham et Hooker und nicht O. Hoffmann[2]) als Autoren der Kombination *O. pygmaeum* zu figurieren. Ob dann noch DC. in Klammer erscheinen soll oder nicht, ist bekanntlich nach den Wienerregeln dem Belieben des Einzelnen überlassen.

Prüfen wir nun die Gründe, die für und gegen die Identifikation des *Odontospermum pygmaeum* und der Jerichorose sprechen. In Betracht kommen ausschließlich Saulcy und Michon, denn die auf diese folgenden Befürworter und Verteidiger der Anschauung, man habe ursprünglich unter der Jerichorose das *Odontospermum* verstanden, führen keine anderen als die Saulcy-Michon'schen Argumente an, d. h. sie stützen sich voll und ganz auf diese.

Von beinahe ausschlaggebender Wichtigkeit erscheint das von Michon und Saulcy vorgebrachte Argument, daß französische Adelsfamilien, deren Vorfahren an den heiligen Kreuzzügen teilgenommen hatten, in ihrem Wappen die Jerichorose führten. Leider haben es Michon und Saulcy unterlassen, uns mit auch nur einem solchen Wappen bekannt zu machen. Meine (Schinz') bezüglichen Nachforschungen, die ich nun 13 Jahre hindurch durchgeführt habe, sind in jeder Hinsicht resultatlos verlaufen. Die bedeutendsten Heraldiker des In- und Auslandes, unter andern auch die Administrationskommission der Société d'Archéologie de Bruxelles (Brief vom 24. September 1894), Mr. Gourdon de Genouilloc, Mr. Troussart usw. haben mir versichert, daß ihnen eine derartige Verwertung der *Anastatica* oder des *Odontospermum* unbekannt sei, daß überhaupt unter der heraldischen Rose ihres Wissens ausschließlich jene bekannte Wappenfigur zu verstehen sei, wie sie z. B. auch im Oldenburgischen Wappen auftritt. Diese Wappenrosen haben indessen mit einer Jerichorose dieser oder jener Art auch nicht die allergeringste Ähnlichkeit, stehen auch mit den Kreuzzügen wahrscheinlich in gar keiner Beziehung. Ebenso erfolglos sind meine literarischen Nachforschungen verlaufen und wir sind daher auch heute — bessere Belehrung vorbehalten — mehr als je überzeugt, daß die beiden Palästinaforscher Michon und Saulcy einer Täuschung, die sie leider nach ihrer Rückkunft nicht nachprüften, unterlegen sind. Fällt dieses eine, unserer Auffassung nach wichtigste Argu-

---

1) Fl. d'Egypte 1889, Suppl., 760.
2) So in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1894, IV, 5, 209.

ment dahin, so wiegt dann das zweite, von den Anhängern der Michon-Saulcy'schen Hypothese vorgebrachte, sich auf das Vorkommen des *Odontospermum* bei Jericho und das Fehlen der *Anastatica* im Jerichotale stützende, nicht mehr schwer.

Es ist richtig, daß die *Anastatica* in der Gegend von Jericho, wo heute *Odontospermum* reichlich vorkommt, fehlt; wohl kommt die Pflanze aber am Toten Meere vor, am Sinai, in Südpersien, in Nordafrika und geht westwärts bis nach Marokko. *Odontospermum pygmaeum* andererseits ist nicht nur im Tal von Jericho, sondern auch am Sinai, in Belutschistan, in Ägypten und im nördlichen Saharagebiet nachgewiesen worden; die Ostgrenze dürfte wohl in Belutschistan, die Westgrenze in Algier zu suchen sein. Hierin, d. h. im Fehlen der *Anastatica* in der unmittelbaren Umgebung von Jericho, einen gegen die Identifikation der *Anastatica* mit der Jerichorose sprechenden Grund zu erblicken, vermögen wir nicht; unseres Erachtens hat die „Auferstehungspflanze" die Bezeichnung Jerichorose überhaupt nicht erhalten, weil sie in Jericho selbst wuchs, sondern weil sie in Jericho den Pilgern verkauft wurde und vielleicht in einer Anlehnung an die wirklichen Rosen Jerichos, von denen uns schon Sirach berichtet. So erzählt auch Sebastian Münster 1708, daß „die Jerichorosen (er meint die Anastatica) nicht zu Jericho wachsen, daß die Pilger indessen deswegen nicht über den Jordan fahren müssen, denn sie können die Pflanze in Jericho kaufen".

Gibt es nun aber stichhaltige Gründe, die für die Identifikation der *Anastatica* mit der Jerichorose sprechen? Wir glauben ja. Dafür sprechen einmal die Bezeichnungen, die der *Anastatica* von den Beduinen, Arabern usw. beigelegt werden. Die *Anastatica* trägt folgende Volksnamen: *kef mariam* (Ägypten) = Hand der Maria; *kufefe* (Ägypten, Beduinen des Roten Meeres) = Händchen; *kamasch* (Oberägypten) = Zange; *komescht en nebi* (mittlere Sahara) = Zange des Propheten; *gebeda* oder *gabda* (Ägypten) = Faust; *keff Fathma* (alger. Beduinen) = Hand der Tochter des Propheten (die hier an die Stelle der gebenedeiten Jungfrau gesetzt ist); *id Fathma binten nebbi* (Biskra) = Hand (die ganze) der Fathma, Tochter des Propheten. So mannigfaltig auch die Benennungen sind, so ist doch zu konstatieren, daß sie in allen Fällen symbolischer Natur sind; und daß der Pflanze sicherlich zu gewissen Zeiten eine Verehrung gezollt wurde, geht wohl unbestreitbar aus dem Umstande hervor, daß sie immer und immer wieder entweder mit dem muhamedanischen Religionsstifter, mit dessen Lieblingstochter oder mit der Jungfrau Maria in Verbindung gebracht wird.

Odontospermum pygmaeum trägt den Namen *noqoud,* eine Bezeichnung, aus der wohl keine Beziehung zu irgend einer der vorhin erwähnten Persönlichkeiten konstruiert werden kann.

Von Bedeutung dürfte auch der Umstand sein, daß der *Anastatica* schon im frühen Mittelalter wundersame Heilkraft zugeschrieben worden ist, was für *Odontospermum* nicht zuzutreffen scheint.

Daß des weitern im Mittelalter unter der Jerichorose die *Anastatica* verstanden worden ist, geht aus der Reisebeschreibung des Zürichers Peter Füßli hervor, der 1524 das heilige Land besucht und eine Jerichorose als Kuriosum nach Hause gebracht hat. Das Manuskript Peter Füßli's befindet sich in der Stadtbibliothek Zürich; zwei treffliche Abbildungen stellen eine *Anastatica* in geschlossenem und in geöffnetem Zustande dar.

Geradezu entscheidend scheinen uns aber die Funde zu sein, mit denen uns der Archäologe Gayet vor wenigen Jahren bekannt gemacht hat. Anläßlich der Ausgrabungen, die Gayet im Auftrage des französischen Unterrichtsministeriums in der auf dem rechten Nilufer gelegenen Nekropolis Antinoë vorgenommen hat, entdeckte der berühmte Gelehrte die Mumie der griechischen Hetäre Thais, von der erzählt wird, daß sie die Geliebte des Dramatikers Mänander und des Königs von Makedonien Alexander gewesen und später die Gattin des Königs von Ägypten Ptolomäus, dem sie zwei Kinder schenkte, gewesen sei.

Neben andern Beigaben hat sich nun in den Händen der Toten eine *Anastatica* gefunden. Eine solche Totengabe wäre aber undenkbar, wenn sich nicht mit derselben die Idee eines Symbols der Auferstehung verbunden hätte. Gayet[1]) weist überzeugend nach, daß die Thais von Antinoë eine Christin gewesen sei und vor dem Jahre 393 gelebt haben müsse. Angesichts der Tatsache nun, daß mit dieser Entdeckung die uns hier interessierende Symbolisation hinaufreicht bis ins vierte Jahrhundert, wird man wohl kaum fehl gehen, wenn man die versuchte Identifikation des *Odontospermum* mit der altberühmten Jerichorose von der Hand weist und die *Anastatica* wiederum in ihre Rechte einsetzt.

---

1) Le Monde Moderne 1902, juillet.

Lippstadt u. Zürich, Dezember 1907.

Nachtrag zu der Abhandlung „Brutknospenbildung bei Drosera pygmaea und einigen Monokotylen“ [1]).

Von **K. Goebel.**

In der angeführten Abhandlung wird (pag. 333) u. a. auch die Knospenbildung auf der Außenseite der Zwiebelschuppen von Ornithogalum caudatum erwähnt und dabei die ältere Literatur angeführt. Es war mir dabei entgangen, daß diese Knospenbildung auch neuerdings besprochen worden ist und zwar von H. Lonay [2]), dem seinerseits die älteren Angaben von Medicus und A. Braun unbekannt geblieben waren. Wie diese Autoren und der Verf. betrachtet auch H. Lonay die Brutknospen als Achselsprosse, welche auf die vor ihnen stehende Zwiebelschuppe „verschoben“ sind. Er verfolgt eingehend die Leitbündel, welche zu diesen Bulbillen gehen und zeigt, daß gewöhnlich drei Leitbündel vom Zwiebelkuchen („plateau“) nach jeder Bulbille verlaufen.

Lonay hat auch die Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde verfolgt, freilich nicht so eingehend, wie dies wohl wünschenswert wäre. Da seine Angaben vielleicht auch andern unbekannt geblieben sind, gebe ich aus dem Abschnitt „Genèse des bulbilles“ hier das Wesentliche wieder: „L'entre-noeud étant l'intervalle qui sépare deux fenilles consécutives, cette région est réduite à si peu de chose dans le plateau de l'Ornithogalum caudatum, que l'on ne conçoit guère la possibilité pour des organes axillaires de s'y développer. Il en est aussi cependant des bulbilles normales; mais pour le comprendre, il ne faut pas perdre de vue qu'elles s'organisent à un moment où les gaines qui les emboîtent sont loin d'être aussi épaisses qu'elles le seront en définitive et qu'elles ne comblent pas encore l'espace internodal. Quand la gaine qui la portera a environ 3 centimètres de diamètre, la première bulbille apparaît comme un petit mamelon méristématique situé en face du faisceau M de la feuille précédente (*Mutterblatt* des auteurs allemands) Bientôt, par suite du développement basilaire plus actif de la gaine supérieure plus jeane, celle-ci empiète sur l'espace internodal en entraînant sur son dos, en quelque sorte, le mamelon

---

1) Flora 1908, 98. Bd., Heft 3, pag. 324.

2) Recherches anatomiques sur les feuilles de l'Ornithogalum par H. Lonay (Archives de l'institut botanique de l'université de Liège 1907, Tome IV, auch Mémoires de la société royale des sciences de Liège 1902, 3. Série, Tome IV.

qui s'entoure en même temps d'un bourrelet circulaire un peu oblique, ébauche de la première gaine de la bulbille future".....

Durch diese Angaben ist, wie mir scheint, nicht aufgeklärt, wie der „mamelon méristématique", aus welchem die Bulbille hervorgeht, auf die Zwiebelschuppe gelangt. Es sind zwei Fälle möglich: entweder sind die Bulbillenanlagen von Anfang an auf die gegenüberliegenden Schuppen verschoben, oder sie gelangen dahin erst dadurch, daß auch die unterhalb der ursprünglich axillären Bulbillenanlagen liegende Partie der Sproßachse (des Zwiebelkuchens) in der interkulare Entwicklung der Schuppenbasis mit hineingezogen wird. Beide Fälle sind ja selbstverständlich nicht prinzipiell von einander verschieden. Es wäre aber wünschenswert, wenn der Vorgang noch eingehender untersucht werden würde. Im übrigen stimmen die Angaben von Lonay ganz überein mit denen, zu denen auch der Verf. auf Grund der Betrachtung der fertigen Zustände gelangt war, namentlich ist auch Lonay der Ansicht, daß Raum- und Druckverhältnisse innerhalb der Zwiebel sowie die interkulare Wachstumsreife der Zwiebelschuppen von Bedeutung für die „Verschiebung" der Bulbillen sind.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Eingegangene Literatur.

Archives de l'institut botanique de l'université de Liège, Tome IV. Inhalt: Recherches anatomiques sur les feuilles de l'Ornithogalum caudatum Ait. par H. Lonay; Analyse coordonnée des travaux relatifs à l'anatomie des téguments séminaux par H. Lonay; Structure anatomique du péricarpe et du spermoderme chez les Renonculacées, Recherches complémentaires par H. Lonay; Contribution à l'anatomie des Amarantacées par A. Gravis avec la collaboration de Mlle A. Constaninesca; À propos de la genèse des tissus de la feuille par A. Gravis; L'enseignement de la Botanique par A. Gravis; Contribution à l'étude du rhizomorphe de l'Armillaria mellea Vahl par J. Goffart (Analyse). Bruxelles, Hayez imprimeur de l'académie royale de Belgique 1907.

B. Bavink, Natürliche und künstliche Pflanzen- und Tierstoffe. (Aus Natur und Geisteswelt.) Verlag von B. G. Teubner in Leipzig. Preis: 1 M. geheftet, 1 M. 25 Pf. geb.

Beiträge zur Biologie der Pflanzen, begründet von F. Cohn, herausgegeben von F. Rosen, Bd. VI, Heft 2. Preis: 8 M. Breslau 1907, J. N. Korns Verlag.

H. Christ, La flore de la Suisse et ses origines. Edition française traduite par E. Tièche, revue par l'auteur. Ouvrage accompagné de cinq cartes en couleurs et de quatre illustrations hors texte. Nouvelle édition. Augmentée d'un aperçu des récents travaux géobotaniques. Basel, Genf, Lyon 1907, Georg & Cie., libraires-éditeur.

L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Auflage. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Preis: 14 M., geb. 16 M.

L. Klein, Bemerkenswerte Bäume im Großherzogtum Baden. Mit 214 Abbildungen nach photographischen Naturaufnahmen. Heidelberg, C. Winter's Universitätsbuchhandl. Preis: geb. 4 M.

H. Miehe, Die Bakterien und ihre Bedeutung im praktischen Leben. Verlag von Quelle & Müller in Leipzig. Preis: geh. 1 M., geb. 1,25 M.

F. W. Neger, Die Nadelhölzer (Koniferen) und übrigen Gymnospermen. Sammlung Göschen. Preis: 80 Pfg. Leipzig 1907, G. J. Göschensche Verlagsbuchhandlung.

W. Pfeffer, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Mit 6 Textfiguren. Leipzig, B. G. Teubner. Preis: 6 M.

G. R. Pieper, Beiträge zur Methodik des biologischen Unterrichtes. Verlag von B. G. Teubner in Leipzig. Preis: geh. 1,50 M.

E. Renkauf, Die Pflanzenwelt des Mikroskops. Verlag von B. G. Teubner in Leipzig. Preis: geh. 1 M., geb. 1,25 M.

Sammlung von Abhandlungen über Abgase und Rauchschäden. Unter Mitwirkung von Fachleuten herausgegeben von H. Wislicenus. Heft 1: Über die Grundlagen technischer und gesetzlicher Maßnahmen gegen Rauchschäden von A. Wislicenus. Verlag von H. Parey in Berlin. Preis: 1,20 M.

C. Schroeter, Das Pflanzenleben der Alpen, eine Schilderung der Hochgebirgsflora. Lieferung 4, 5, 6 (Schluß). Verlag von Albert Raustein in Zürich. Preis per Lieferung 2,80 M. (vollständig 16,80 M.).

Fr. Söhns, Unsere Pflanzen. Ihre Namenserklärung und ihre Stellung in der Mythologie und im Volksaberglauben. 3. Auflage. Verlag von B. G. Teubner in Leipzig. Preis: geb. 3 M.

A. Sprecher, Le Ginkgo biloba L. 225 gravures dans le texte et 2 planches hors texte. Genève 1907, imprimaire Azar, S. A.

Fr. Tobler, Kolonialbotanik. Verlag von B. G. Teubner in Leipzig. Preis: geh. 1 M., geb. 1,25 M.

Universität und Schule. Vorträge, gehalten auf der Versammlung Deutscher Philologen und Schulmänner am 29. Sept. 1907 zu Basel von F. Klein, A. Brandl, Ad. Harnack. Leipzig und Berlin, Verlag von B. G. Teubner. Preis: 1,50 M.

E. Warming, Dansk plantevaekst. 2. Klitterne. Første Halbbind med 135 billeder. Gyldendalske Boghandel, nordisk forlag, København og Kristiania 1907.

E. Warming und W. Johannsen, Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Herausgegeben von Dr. E. P. Meineke. I. Teil. Berlin 1907, Verlag von Gebr. Borntraeger.

J. Wiesner, Der Lichtgenuß der Pflanzen. Photometrische und physiologische Untersuchungen mit besonderer Rücksichtnahme auf Lebensweise, geographische Verbreitung und Kultur der Pflanzen. Mit 21 Textfiguren. Leipzig 1907, Verlag von Wilh. Engelmann.

Jul. Zellner, Chemie der höheren Pilze. Eine Monographie. Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig. Preis: 9 M.

Vorlesungen über Bakterienenzyme. Von Dr. phil. **Franz Fuhrmann,** Privatdozent für Technische Mykologie an der Technischen Hochschule und Bakteriologie an der Universität zu Graz. Mit 9 Abbildungen und 5 graphischen Darstellungen im Text. Preis: 3 Mark 50 Pf.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von Dr. **Ludwig Jost,** a. o. Professor an der Univers. Straßburg. Mit 183 Abbildungen. — Zweite Auflage. — Preis: brosch. 14 Mark. geb. 16 Mark

Besprechung über die erste Auflage:

Flora 1904, Bd. XCIII, H. 2:

Die Darstellung ist klar, kritisch und reichhaltig und oft durch historische Rückblicke belebt. Die Jostschen Vorlesungen werden deshalb als eine treffliche Einführung in das Studium der Pflanzenphysiologie begrüßt werden. Auch für Berufstechniker ist das Buch wertvoll durch die eingehende Berücksichtigung und Diskussion, welche die neuere pflanzenphysiologische Literatur in ihm gefunden hat. Solche orientierende Darstellungen sind ja um so notwendiger, je mehr die Entwicklung der Botanik es unmöglich macht, in allen ihren Gebieten die Literatur zu verfolgen, besonders aber in der Physiologie, welche die Grundlage für alle anderen Teile der Botanik darstellt.

Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Von Dr. **Karl Kißkalt,** Privatdozent, Oberassistent am hygien. Institut der Universität Berlin und Dr. **Max Hartmann,** Privatdozent der Zoologie an der Universität und wissensch. Hilfsarbeiter am Königl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin. Mit 89 teils mehrfarbigen Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 50 Pf.

Botanische Praktika zum Gebrauche in den Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Von Dr. **Arthur Meyer,** o. Prof. d. Botanik an der Universität Marburg. I. Teil: **Erstes Mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in die Anatomie der höheren Pflanzen. Zum Gebrauch in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen. Zweite Auflage. Mit 82 Abbildungen im Text. Preis: brosch. 5 Mark, geb. 6 Mark. II. Teil: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Mit einer farbigen Tafel und 31 Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Gesundheits-Ingenieur, 1903, Jahrg. 26, Nr. 22:

Das Buch wird dem Bakteriologen, der sich mit solchen Fragen in erster Linie beschäftigen muß, trotzdem es nur ein Praktikum sein will, recht willkommen sein.

Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. **J. P. Lotsy.** Erster Teil: Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

——— Zweiter Teil. Mit 13 Tafeln u. 101 Textfiguren. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Bd. V, Nr. 25:

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte.

Gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von Dr. **J. P. Lotsy.** Erster Band. Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Syphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pletascieae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. und 2. Teil. Charphyten. Namenregister. Sachregister.

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen.

Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden am 16. Sept. 1907. Von Dr. **Otto Porsch,** Privatdozent für systematische Botanik an der K. K. Universität in Wien. Mit 14 Textabbildungen. Preis: 1 Mk. 50 Pfg.

Progressus rei Botanicae.

Fortschritte der Botanik. Progrès de la Botanique. Progress of Botany. Herausgegeben von der Association Internationale des Botanistes. Redigiert von Dr. **J. P. Lotsy** in Leiden.

Die „Progressus" erscheinen in zwanglosen Heften, die in Zwischenräumen von 4 Monaten zur Ausgabe kommen sollen. Die Hefte werden zu Bänden von etwa 40 Druckbogen vereinigt, so daß jährlich ein Band erscheinen wird.

Die Mitglieder der Association erhalten die „Progressus" zu dem Vorzugspreis von 13 Mark. Bestellungen zu diesem Vorzugspreise sind seitens der Herren Mitglieder direkt an die Verlagsbuchhandlung oder an den Generalsekretär der Association, Herrn Dr. J. P. Lotsy in Leiden, zu richten. Bestellungen, welche durch den Buchhandel aufgegeben werden (auch solche seitens der Mitglieder der Association) können nur zu dem Preise für Nichtmitglieder, welcher 18 M. für den Band beträgt, Erledigung finden.

Vor kurzem wurde vollständig: Band I.

Inhalt des ersten Bandes: **Erstes Heft.** R. v. Wettstein und J. P. Lotsy, Vorwort. Eduard Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875. D. H. Scott, The Present Position of Palaeozoic Botany. E. A. Newell Arber, Bibliography of Literature on Palaeozoic fossil Plants. Ch. Flahault, Les progrès de la Geographie botanique depuis 1884. **Zweites Heft.** L. Laurent, Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade. W. Bateson, The progress of Genetics since the rediscovery of Mendels papers. Friedrich Czapek, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896. **Drittes Heft.** R. P. van Calcar, Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifitätslehre seit 1870 mit besonderer Berücksichtigung der Tuberkelbazillen und der säurefesten Stäbchen.

——— **Zweiter Band. Erstes Heft.** Preis des Bandes 18 Mark.

Inhalt: Paul Vuillemin, Les bases actuelles de la systématique en mycologie. R. Zeiller, Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des gymnospermes. — **Zweites Heft.** Inhalt: J. W. Moll, Die Fortschritte der mikroskopischen Technik seit 1870.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen.

Von Dr. **Eduard Strasburger,** o. ö. Professor an der Universität Bonn, Dr. Fritz Noll, o. ö. Professor an der Universität Halle a. S., Dr. Heinrich Schenck, Professor an der Technischen Hochschule Darmstadt, Dr. George Karsten, a. o. Professor an der Universität Bonn. ***Neunte umgearbeitete Auflage.*** Mit 782 zum Teil farbigen Abbildungen. Preis: broсch. 7 Mark 50 Pf., geb. 8 Mark 50 Pf.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.